© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Feinstrukturelle Aspekte der Fortpflanzungssysteme von Spinnentieren (Arachnida)

G. ALBERTI & P. MICHALIK

Abstract: Fine structural aspects of reproductive systems in Arachnida. Reproduction is a fundamental characteristic of living systems. Here, a general overview of aspects concerning reproduction in Arachnida is given with emphasis on fine structural details. Hence, we describe the general fine structure of the reproductive organs and germ cells including spermatogenesis and oogenesis. Furthermore, peculiarities associated with sperm transfer and parental care are considered. Spermatophores, gonopodes and penis-structures are exemplified. Similarly some details of the female receptive organs are outlined. Copulatory devices that help the partners cling together are shown from various taxa. The sperm cells, after having entered the female by very different routes regarding the various taxa, will have to find their way to the female germ cells. It is shown that this way and the site of fertilization is obscure for most of the arachnid taxa. Plesiotypically the route is via the oviduct lumen. However, other routes likely occur in certain mites. There is a haemocoelic route after penetrating female tissues in spider mites. In other mites, e.g., Acaridida and certain Gamasida peculiar sperm access systems have evolved convergently to entelegyne spiders. While fertilization in the ovary seems certain for Scorpiones and some Acari, it seems still a matter of speculation regarding the other taxa including even spiders. Events which should take place prior to fertilization like a capacitation process are only partly known from some taxa, whereas the acrosome reaction has not yet been described from Arachnida. In certain taxa, such as spiders and dwarf opilionids peculiar sperm packages are formed which are reviewed. We use characteristics of sperm cells and peculiarities of the genital systems to demonstrate how these could contribute to solve still prevailing systematical problems taking the Pedipalpi (monophyly versus paraphyly) as one example. It is evident from the data presented here once more, that Acari are comprised of two major taxa only. These are Anactinotrichida (including Opilioacarida) and Actinotrichida. The diversity in the genital systems of Anactinotrichida is interpreted in terms of evolutionary biology.

Key words: Copulatory organs, comparative spermatology, evolutionary biology, phylogeny, sperm competition, spermatophores, systematic relevance.

Denisia 12, zugleich Kataloge
der OÖ. Landesmuseen
Neue Serie 14 (2004), 1–62

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1 Einleitung 2
1.1 Allgemeines 2
1.2 Fortpflanzungstypen 3
1.3 Spermien-Übertragungstypen 6
1.4 Brutfürsorge und -pflege 9
2 Fortpflanzungsorgane 10
2.1 Männliche Geschlechtsorgane und Entwicklung der Samenzellen 11
2.1.1 Opiliones 14
2.1.2 Araneae 15
2.1.3 Acari 16
2.2 Weibliche Geschlechtsorgane und Entwicklung der Eizellen 18
3 Akzessorische Organe und Strukturen 24
3.1 Organe und Strukturen der Spermienübertragung des Männchens . . 24
3.1.1 Spermatophoren 24
3.1.2 Übertragungsorgane: Gonopoden 27
3.1.3 Übertragungsorgane: Penisbildungen 30
3.1.4 Haftstrukturen 30
3.1.5 Organe und Strukturen zur Spermienaufnahme des Weibchens . . . 34
3.1.6 Receptacula seminis 35
3.1.7 Signale und Signalstrukturen bei der Paarbildung 37
4 Befruchtung 40
4.1 Aktivierung der Spermien im Weibchen 40
4.2 Weg der Spermien im Weibchen, Befruchtungsort 42
5 Brutfürsorge und Brutpflege 44
5.1 Eiablage und Schutz der Eier 44
5.2 Entwicklung zur Viviparie 45
6 Speziellere Besonderheiten 46
7 Evolutionsbiologische Betrachtungen 47
8 Dank 54
9 Literatur 56

1 Einleitung

1.1 Allgemeines

Ein allgemeines Kennzeichen lebender Systeme ist ihre Fähigkeit zur Fortpflanzung, d.h. Eltern haben Nachkommen und diese haben mit ihren Eltern dank der Vererbungsmechanismen bestimmte Merkmale gemein (STORCH et al. 2001). Der molekularbiologische Mechanismus, der dies ermöglicht, liegt in den Nucleinsäuren begründet. Bei allen rezenten Organismen handelt es sich dabei in erster Linie um Desoxyribonucleinsäure (DNS oder engl. abgekürzt DNA), die bei den Eukaryota (das sind alle Organismen außer den Eu- und Archaebakterien, die als Prokaryota zusammengefasst werden) in Chromosomen im Zellkern verpackt ist. Zusätzlich kommt noch extranucleäre DNS in den Mitochondrien (und bei Pflanzen in den Plastiden) vor.

Spinnentiere gehören wie alle Tiere in die Gruppe der Eukaryota.

Die DNS kann sich semiautonom reduplizieren: dieses helikale, leiterartige Doppelstrangmolekül spaltet sich dabei im Zuge eines komplizierten Prozesses, der Mitose, in seine beiden Stränge auf und bildet an jedem Holm einen neuen, komplementären Strang; nachdem dieser Vorgang abgeschlossen wurde, liegen zwei DNS-Moleküle vor. Diese werden nun im Zuge der Zellteilung auf die Tochterzellen verteilt, so dass insgesamt eine Zellverdoppelung erfolgt ist. Bekanntlich liegt in der DNS in Form von zahlreichen, in bestimmter Weise organisierten Abschnitten, die man Gene nennt, eine artspezifische Information verschlüsselt vor, die als Programm

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

für die Realisierung und Steuerung der Lebensvorgänge dient. Die Weitergabe dieser Information ist daher die Grundvoraussetzung für die Entwicklung der Nachkommenzellen und damit für den Erhalt der jeweiligen Art. Wie man weiß, ist dieses Programm nicht unveränderlich, vielmehr kommen von Zeit zu Zeit Veränderungen (Mutationen) in dem DNS-Molekül vor, die sich in den meisten Fällen negativ auf das komplizierte, eingespielte System der Übertragung der Programminformation in Lebensstrukturen und -vorgänge auswirken. Gelegentlich gibt es aber auch positive Effekte. Die auf diese Weise entwickelte Verschiedenheit von Individuen einer Art ermöglicht das Wirken der natürlichen Auswahl (Selektion); d.h. es kann entsprechend den gegebenen Umweltbedingungen Unterschiede in der Angepasstheit auf diese Bedingungen zwischen den einzelnen Individuen geben. Einige Individuen können besser reagieren, sind besser angepasst als andere derselben Art. Die besser Angepassten werden in der Regel länger leben und damit öfters zur Fortpflanzung kommen als die anderen. Auf diese Weise können sich die Verschiedenheiten als Merkmale mit positivem Effekt durchsetzen.

Da sich Organismen nicht nur einfach sondern mehrfach fortpflanzen, kommt es naturgemäß fast immer auch zu einer Vermehrung. Damit ist verbunden, dass es um die in einem Lebensraum (Biotop) vorhandenen, für die jeweiligen Organismen erforderlichen Lebensgrundlagen zwischen den verschiedenen Individuen einer Art zu Konkurrenz kommen kann. In diesem Fall wäre der besser angepasste Typ natürlich wiederum im Vorteil und die Selektion würde beschleunigt werden.

Dank der Variabilität ist es Organismenarten in der Generationenfolge also möglich, auf allmähliche Umweltänderungen zu reagieren und sich diesen neuen Gegebenheiten anzupassen.

1.2 Fortpflanzungstypen

Eine Möglichkeit, den wenigen positiven Merkmalen (bzw. den zugrundeliegenden Genen), die primär per Zufall in einzelnen Individuen aufgetreten sind, schneller zum Durchbruch zu verhelfen, ist mit der geschlechtlichen Fortpflanzung entstanden. Hierbei werden die Erbänderungen von zwei verschiedenen Elternindividuen der gleichen Art zusammengeführt und können dann in dem Tochterindividuum zur Ausprägung kommen und damit in dem Selektionsprozess getestet werden. Natürlich werden dabei auch negative Erbänderungen weitergegeben. Individuen, die diese Änderungen in erhöhtem Maße erhalten, sind dann in der Regel zunächst im Nachteil, falls es nicht zu einer Veränderung der Umweltanforderungen kommt, die eine neue „Bewertung" dieser Merkmale erfordert.

Da es mit der Zusammenführung von zwei Erbinformationen aus zwei Elterntieren zwangsläufig zu einer Verdoppelung dieser Informationsträger im Tochterindividuum kommt, muss es einen Mechanismus geben, der diese Verdoppelung wieder rückgängig macht, da es ja sonst in der Generationenfolge eine exponentielle Vervielfältigung geben würde, so dass die Steuerfunktionen nicht mehr geordnet realisiert werden könnten. Dieser Reduktionsmechanismus ist die sogenannte Reifeteilung (Meiose), die bei allen sich geschlechtlich fortpflanzenden Eukaryoten auftritt, und den verdoppelten Satz von Erbinformationen (d.h. den doppelten Satz von Chromosomen) in ganz geordneter Weise wieder auf die Hälfte reduziert. Bei allen (vielzelligen) Tieren geschieht diese Reduktion bei der Bildung der Geschlechtszellen (Keimzellen, Gameten) und nur bei dieser; d.h. grundsätzlich (einige Sonderfälle s.u.) haben nur diese einen einfachen Chromosomensatz (sind haploid). Die Körperzellen besitzen den doppelten Satz, sind also diploid.

Mit der „Erfindung" der Meiose in der Evolution der Organismen wurden Fortpflanzungsgemeinschaften (Populationen) möglich, die aus dem gemeinsamen „Genpool", mit seinem viel größeren Angebot an Verschiedenheiten schöpfen können.

Bei allen vielzelligen Tieren (Metazoa) treten die Geschlechtszellen grundsätzlich in zwei Formen auf: Eizellen (Ova) werden von den Weibchen in den Eierstöcken (Ovarien) produziert, Samenzellen (Spermien oder Spermatozoen) von den Männchen in den Hoden (Testes). In der Regel sind Eizellen größer, unbeweglich und meist reich an Reservestoffen. Dagegen sind die

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

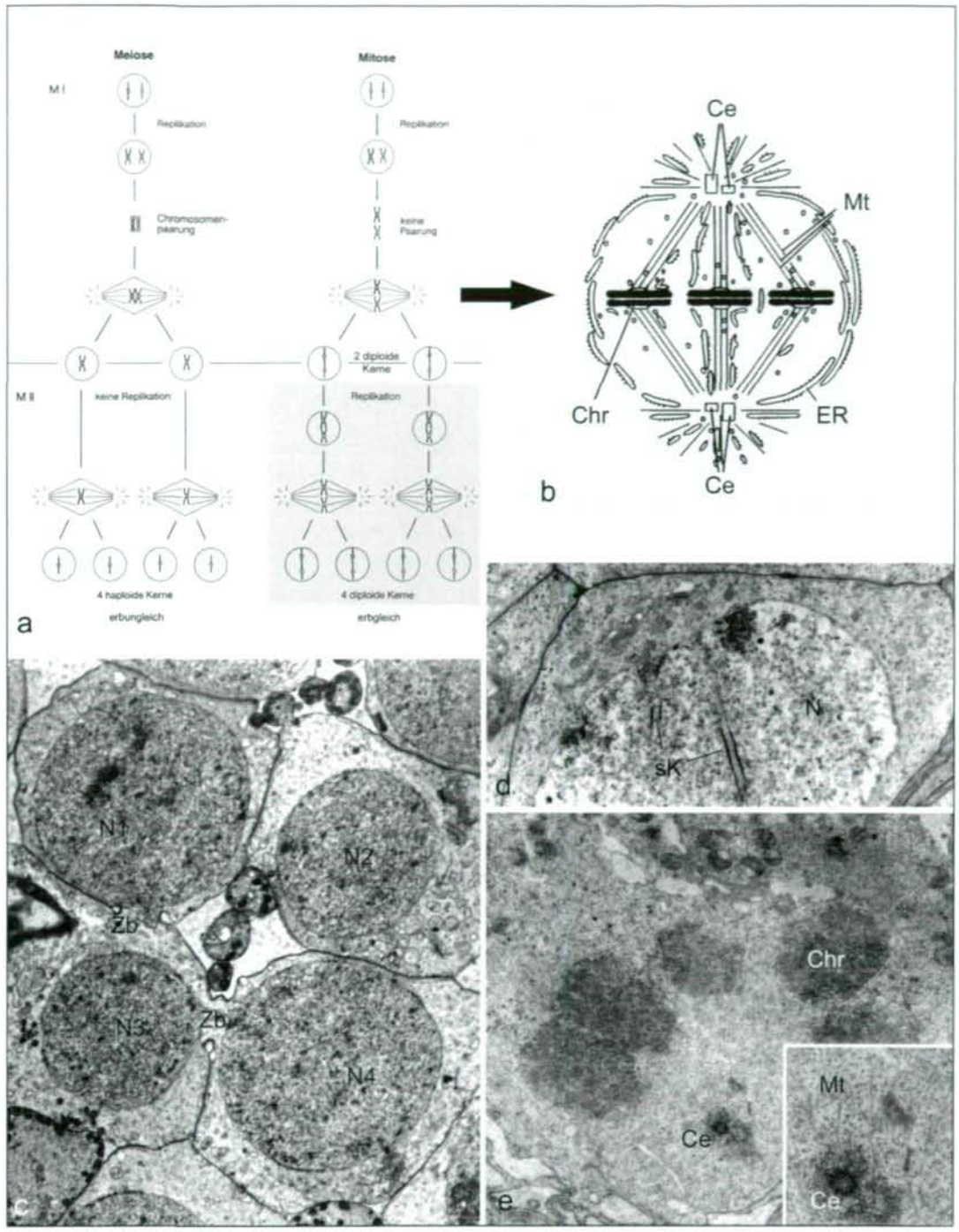


Abb. 1: Kernteilungen bei einem diploiden vielzelligen Organismus können nach zwei Mustern erfolgen. Die Meiose (Reifeteilung, Reduktionsteilung), die bei geschlechtlicher Fortpflanzung im Rahmen der Keimzellbildung grundsätzlich durchlaufen werden muss, ergibt letztlich vier haploide, erbungleiche Keimzellen. Die Mitose bringt grundsätzlich zwei diploide, erbgleiche Teilungsprodukte, die Körperzellen, hervor. **a**: Schematische Darstellung der Teilungsabläufe bei Meiose und Mitose. Zum besseren Vergleich mit der Meiose, die in zwei Schritten abläuft, sind auch bei der Mitose zwei Teilungen gezeigt (verändert nach Wehner & Gehring 1995). **b**: Teilungsfigur in der Mitose. Die replizierten Chromosomen ordnen sich in der Äquatorebene an (Metaphaseplatte) und werden von der Teilungsspindel (Mikrotubuli) in Richtung auf die Centriolen bewegt. Danach erfolgt die Zellteilung (nach Storch & Welsch 1994). **c**: Teilungsprodukte der frühen Spermatogenese der Vogelspinne *Aphonopelma californicum* (Araneae, Theraphosidae) stehen noch über Zellbrücken miteinander in Verbindung (nach Alberti et al. 1986). Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahme (= TEM): 4.500x. **d**: Zellkern am Beginn des ersten Teilungsschrittes der Meiose (Prophase) im Zuge der Spermatogenese der Spinne *Protoleptoneta italica* (Araneae, Leptonetidae). Die homologen Chromosomen sind noch ganz entspiralisiert, werden aber schon durch eine komplizierte Verbindungsstruktur, dem synaptonematischen Komplex, zusammengehalten. TEM: 12.000x. e: Teil einer Kernteilungsfigur im Zustand der Metaphase während der Spermatogenese von *Protoleptoneta italica* (vgl. b). Man sieht ein Centriol, von dem Mikrotubuli auf die kondensierten Chromosomen ausstrahlen. TEM: 15.000x. Inset: Ausschnitt aus e das Centriol zeigend. Das zweite Centriol liegt außerhalb der Schnittebene. TEM: 20.000x. **Abk.**: Ce = Centriol; Chr = Chromosom; ER = endoplasmatisches Reticulum; N = Zellkern; N1–N4 = Zellkerne einer Teilungsgruppe; sK = synaptonematischer Komplex; Zb = Zellbrücke.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Spermien meist klein und beweglich, werden aber von den Männchen in sehr viel größerer Zahl produziert. Geschlechtszellen haben (außer bei diploider Parthenogenese, s.u.) immer nur einen einfachen Chromosomensatz, d.h. sie sind haploid. Zwitter, die beide Geschlechtszelltypen hervorbringen können (wie z.B. Regenwürmer), gibt es bei den Spinnentieren nicht.

Während der Meiose kommt es zu einer Paarung homologer Chromosomen, d.h. die entsprechenden Chromosomen der beiden Eltern legen sich zusammen. Während dieser Paarung kommt es zu Austauschen (sogenanntes crossing over) von Erbinformationen zwischen den gepaarten Chromosomen und zu einer neuen Anordnung (Rekombination) der Erbinformationen innerhalb der DNS-Stränge, d.h. die Möglichkeit, die Verschiedenheit der Nachkommen zu erhöhen, wird gesteigert. Die haploiden Geschlechtszellen transportieren also die Erbinformation der Elterntiere neu geordnet. Im Gegensatz zur Mitose, bei der grundsätzlich zwei erbgleiche, diploide Zellen entstehen, bringt die Meiose vier haploide und erbungleiche Zellen hervor (Abb. 1). Bei der Vereinigung der verschiedenen Geschlechtszellen (Eizelle, Spermium) der beiden Eltern im Zuge der Befruchtung, werden diese Informationen zusammengeführt.

Damit sind Organismenarten, die sich geschlechtlich fortpflanzen, besser bzw. schneller in der Lage, sich Umweltänderungen anzupassen, als solche, die sich ohne diesen Mechanismus, d.h. ungeschlechtlich (vegetativ) fortpflanzen. Letztere produzieren im Prinzip genetisch völlig gleiche Nachkommen (Klone), die sich nur ganz allmählich über viele Generationenfolgen dank der seltenen Mutationen (s.o.) verändern.

Ganz offensichtlich hat die geschlechtliche Fortpflanzung große Vorteile, so dass sie sich bei fast allen Organismengruppen etabliert hat. Bei niedrigen Organismen (z.B. Schwämmen und Nesseltieren) ist die vegetative Fortpflanzung oft noch neben der geschlechtlichen erhalten, höhere pflanzen sich in der Regel nur noch geschlechtlich fort.

Ein Sonderfall der geschlechtlichen Fortpflanzung ist die eingeschlechtliche (unisexuelle) Fortpflanzung, die sich wohl sicher sekundär aus der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung entwickelt hat; d.h. es gibt nicht zwei Elterntiere wie bei der zweigeschlechtlichen (bisexuellen) Fortpflanzung, sondern nur ein Elterntier, welches Keimzellen produziert. Dabei kann das Schicksal der Keimzellen unterschiedlich sein; z.B. fällt bei einem Typ die Meiose aus, so dass in diesem Falle also diploide Keimzellen (Eier) entstehen (s.u. Thelytokie). Nur wenige Tierarten reproduzieren sich ausschließlich auf diesem Wege, ganz selten gibt es größere taxonomische Gruppen, die diesen Weg gehen. Berühmt sind die terrestrischen Rädertiere (bdelloide Rotatorien). Unter den Spinnentieren kommt dieses Phänomen z.B. bei einigen Spinnen, Zwerggeißelskorpionen und innerhalb der Milben bei vielen Oribatidengruppen vor (MORITZ 1993). In allen Fällen handelt es sich natürlich um weibliche Tiere, die eingeschlechtlich (unisexuell), also per Jungfernzeugung (Parthenogenese), Eizellen produzieren. Da hier nur immer ein Elterntier beteiligt ist, ist die Möglichkeit Variabilität zu erzeugen, gegenüber der bisexuellen Fortpflanzung natürlich (wieder) eingeschränkt. Ein Vorteil dieses Fortpflanzungstyps besteht aber darin, dass jedes Individuum **allein** Nachkommen hervorbringen kann, was bei bisexueller Fortpflanzung nicht möglich ist. Außerdem fallen die Männchen weg, die keine Nachkommen hervorbringen können, und werden quasi durch Weibchen „ersetzt", so dass die Zahl der Individuen, die Nachkommen hervorbringen können, gewissermaßen verdoppelt wird. Des weiteren wird z.B. Energie, die für die Partnersuche erforderlich wäre, gespart. Mit diesem Mechanismus der Fortpflanzung können daher sehr schnell Biotope, u. U. von einem einzelnen Tier ausgehend, besiedelt werden. Dieser Typ ist auch in solchen Habitaten von Vorteil, in denen Individuen derselben Art sich nur selten begegnen (z.B. Höhlen oder auch im Lückensystem des tiefen Bodens; NORTON 1994). Der hier geschilderte, relativ einfache Typ unisexueller Fortpflanzung, bei dem weibliche Tiere aufeinander folgen, wird Thelytokie genannt. Ihr Genom ist diploid. Die Tiere haben nur einen Elter und sind somit uniparental. Dass die ausschließlich per Thelytokie erfolgende Fortpflanzung nicht unbedingt in evolutionäre Uniformität

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

münden muss, zeigen die unisexuellen Oribatiden, die sich wenigstens z.T. über lange Zeiträume hinweg bereits nach diesem Modus fortpflanzen. Ein ganz interessanter Aspekt ergibt sich aus neueren Überlegungen, wonach sich aus einer parthenogenetischen, also unisexuellen, Oribatiden-Stammart die Gruppe der astigmaten Milben (Acaridida; hierher gehören z.B. Mehlmilben, Staubmilben, Krätzemilben, Haarmilben, Federmilben usw.; s. z.B. Abb. 34) entwickelt haben sollen, die sich bisexuell fortpflanzen. Es wird also angenommen, dass sich die bisexuelle Fortpflanzung sekundär wieder etabliert hat, was wiederum die enorme Vielfalt der Acaridida (NORTON 1994) und den sehr einheitlichen, einfachen Spermientyp mit erklären könnte (ALBERTI 2000; Abb. 19).

In manchen Gruppen werden Männchen unisexuell von unbefruchteten, diploiden Weibchen erzeugt. Die Eizellen, aus denen sie sich entwickeln, haben eine vollständige Meiose durchlaufen. Sie sind also haploid und das sind primär auch die Männchen, die sich aus ihnen entwickeln. Sie erzeugen Spermien, mit denen sie Weibchen befruchten. Aus diesen befruchteten Eiern gehen Weibchen hervor. Dieser Typ der Geschlechtsbestimmung ist z.B. von der Honigbiene (*Apis mellifera*) bestens bekannt, und dieser Typ der unisexuellen Männchenproduktion wird Arrhenotokie genannt. Bei Spinnentieren kommt er z.B. bei den als Pflanzenschädlinge sehr gefürchteten Spinnmilben (Acari: Tetranychidae) vor. An der Erzeugung der Männchen ist hier also nur ein Elter beteiligt, sie sind uniparental. Das Muttertier kann u.U. (z.B. Honigbiene) den Zutritt von Spermien zu den Eizellen regulieren und so das Geschlecht seiner Nachkommen bestimmen.

Ganz eigenartig sind die Verhältnisse bei einigen anderen Milben (z.B. bei vielen Arten aus der Gruppe der Dermanyssina), bei denen Weibchen „normal" begattet werden müssen, um Nachkommen hervorzubringen. Aus den befruchteten Eizellen gehen wieder Weibchen hervor. Männchen entstehen, in dem das männliche Genom in den sich entwickelnden Embryonen entweder stillgelegt wird oder sogar aus den Zellkernen ausgestoßen wird. Dieser Typ der Männchenerzeugung wird Pseudoarrhenotokie oder Parahaploidie genannt, da ja zwei Elternteile beteiligt sind (die Nachkommen sind biparental) bzw. ursprünglich ein doppelter Chromosomensatz vorlag. Das Signal für die Stillegung des männlichen Genoms bzw. dessen Ausstoßung, wird vermutlich (wie bei der Arrhenotokie) von der äußeren Umwelt gegeben, so dass das Weibchen das Geschlecht seiner Nachkommenschaft gewissermaßen unter diesen Einflüssen steuern kann. So könnte es z.B. bei hohem Nahrungsangebot von Vorteil sein, zunächst besonders viele Weibchen zu produzieren, die von nur wenigen Männchen begattet werden, und damit eine große Population aufzubauen. Später, wenn das Nahrungsangebot zurückgeht, könnten vermehrt Männchen produziert werden und damit eine höhere Variabilität ermöglichen (NORTON et al. 1993; WRENSCH et al. 1994; WALTER & PROCTOR 1999).

1.3 Spermien-Übertragungstypen

Da die Fortpflanzung ganz offensichtlich ein essentielles Geschehen für den Erhalt des „Lebensstromes" ist, liegt auf den damit verbundenen Strukturen und Mechanismen ein hoher Selektionsdruck. Organismenformen, die im Fortpflanzungsgeschehen weniger erfolgreich sind, werden sich auf lange Sicht nicht halten können. Dieser Selektionsdruck hat sicher bereits zur Evolution der oben genannten verschiedenen Fortpflanzungstypen geführt.

Betrachtet man nun die geschlechtliche Fortpflanzung, so ist offensichtlich, dass die genannten Vorteile mit einem erhöhten Aufwand „bezahlt" werden müssen. So musste die komplizierte Meiose entwickelt werden, und verschiedene Keimzellen müssen in meist unterschiedlichen Individuen derselben Art ausgebildet werden. Dies allein erfordert schon einen erheblichen Mehraufwand in der Organisation der Tiere, in ihrem Verhaltensrepertoire und damit auch in der genetischen Ausstattung. Die Keimzellen müssen nun zueinander finden, und es müssen Mechanismen vorhanden sein, die die Erkennung des richtigen, d.h. zur selben Art gehörenden Zellpartners ermöglichen. Schließlich muss das Spermium bzw. seine genetische Information in die Eizelle gelangen und diese muss verhindern, das weitere

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

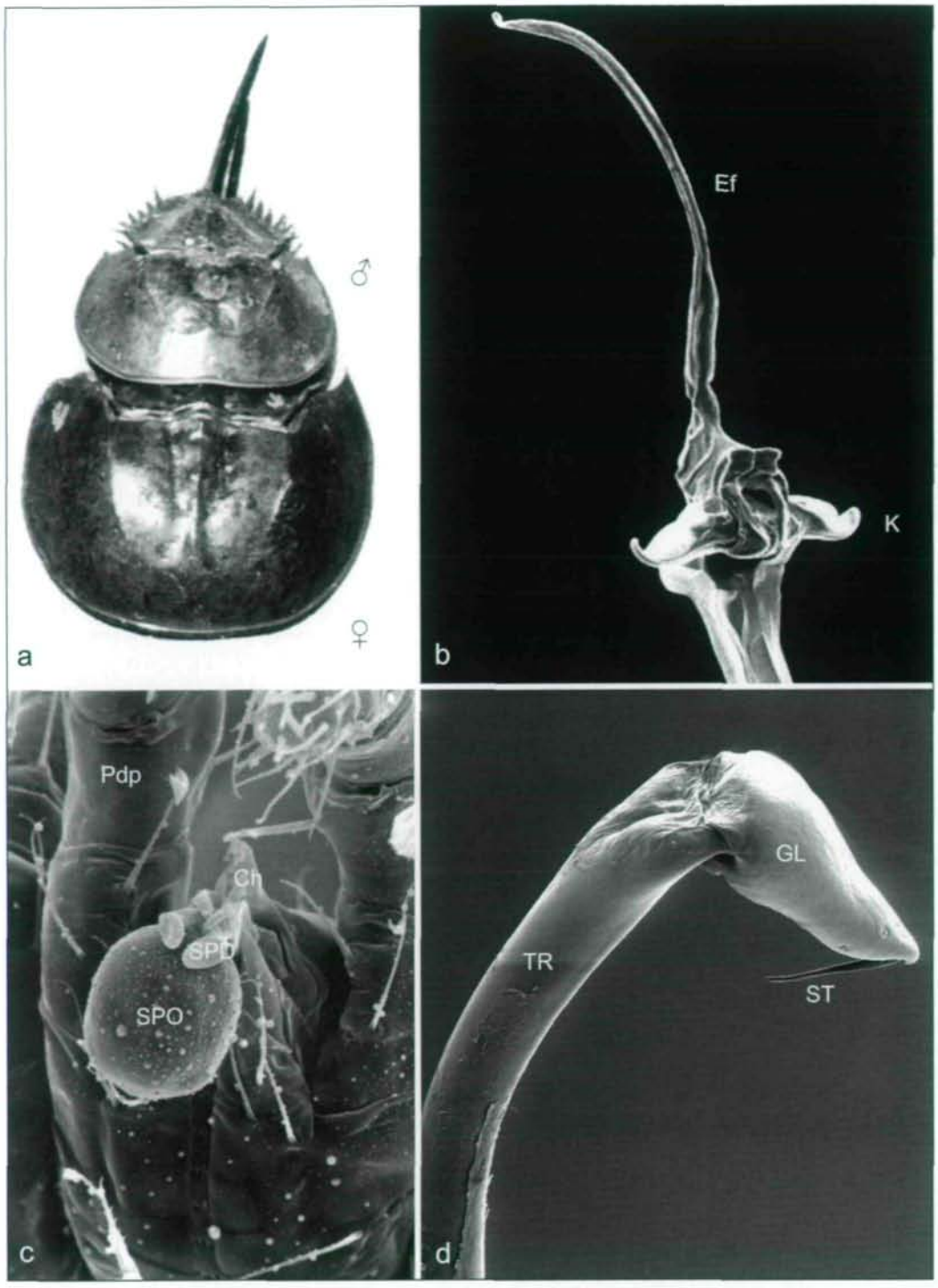


Abb. 2: Möglichkeiten der Spermaübertragung bei Spinnentieren (Arachnida) und ihren nächsten Verwandten den Schwertschwänzen (Xiphosura). **a**: Die marinen Schwertschwänze (hier *Tachypleus gigas*) paaren sich im Flachwasser. Die Befruchtung der Eizellen geschieht im Wasser (äußere Befruchtung) (nach Alberti & Janssen 1986). **b**: Bei vielen Arachniden gibt es eine indirekte Spermien- bzw. Spermatophorenübertragung, indem vom Männchen Spermatophoren auf das Substrat abgesetzt werden, die danach von einem Weibchen aufgenommen werden. Die Spermatophoren sind mehr oder weniger komplizierte Sekretbehälter, die die Spermien enthalten. Hier wird der Köpfchenbereich der Spermatophore der Schnabelmilbe *Bdella septentrionalis* (Actinedida, Bdellidae) gezeigt. Die Spermien befinden sich im Endfaden (vgl. Abb. 24, 36f) (nach Alberti & Storch 1976a). Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (= REM): 370x. **c**: Bei einer Reihe von Spinnentieren werden Spermatophoren mit Hilfe von speziell gestalteten Extremitäten direkt auf das Weibchen übertragen. Hier wird der Vorderkörper der Raubmilbe *Phytoseiulus persimilis* (Gamasida, Phytoseiidae) gezeigt, bei der die sackförmige Spermatophore mit Hilfe der Scheren (Chelae) der Mundwerkzeuge (Cheliceren) bzw. den daran befindlichen speziellen Anhängen (Spermatodactyli) gegriffen wird (nach Alberti & Coons 1999). REM: 1080x. **d**: Bei Weberknechten (Opiliones) und vielen Milben (Acari) gibt es eine direkte Spermaübertragung mit Hilfe eines Penis. Hier wird das Ende des gegliederten Penis des Weberknechtes *Mitopus morio* (Palpatores) gezeigt. Am Ende des Stylus liegt die Geschlechtsöffnung. REM: 110x. **Abk.**: Ch = Chela; Ef = Endfaden; GL = Glans; K = Köpfchen; Pdp = Pedipalpus (Taster); SPD = spermatodactylus; SPO = Spermatophore; ST = Stylus; TR = Truncus; ♂ = Männchen; ♀ = Weibchen.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

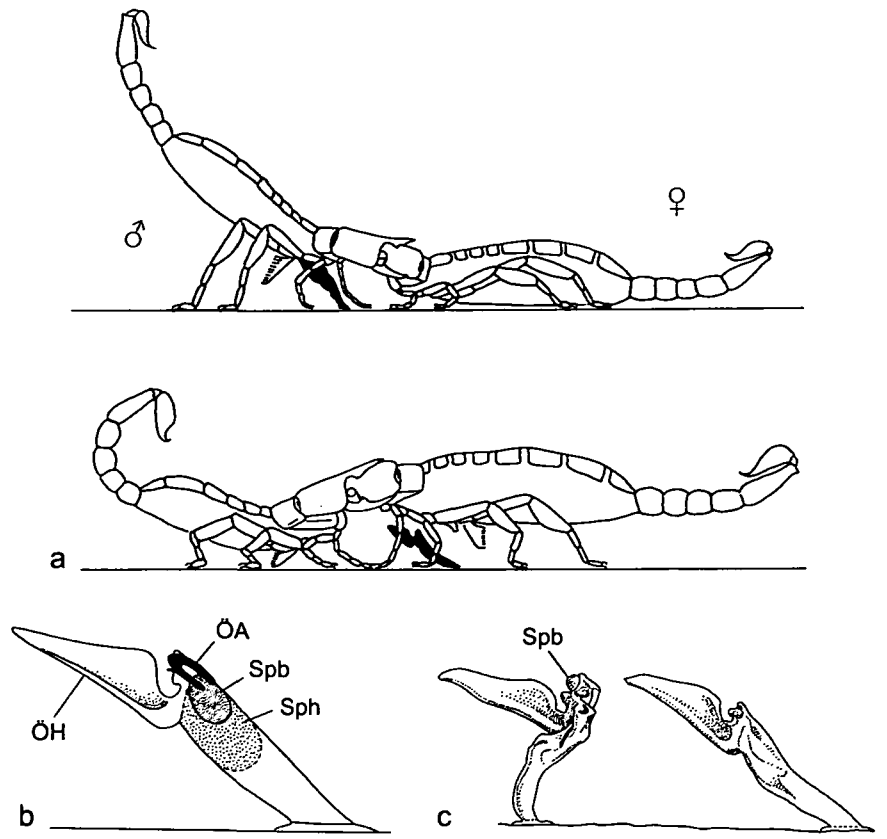


Abb. 3: Die indirekte Spermatophorenübertragung kann im Zuge eines mehr oder weniger komplizierten Paarungsspieles vollzogen werden. Hier wird der sogenannte Paarungstanz der Skorpione gezeigt. Meist wird nicht die gesamte Spermatophore aufgenommen, sondern nur ein die Spermien enthaltender Teil.
a: Paarungstanz von *Euscorpius italicus* (Chactidae; Spermatophore schwarz gezeichnet). **b**: Schematischer Aufbau der Spermatophore. **c**: Spermatophore vor (rechts) und (links) nach Eröffnung durch das Weibchen. Das Weibchen hebelt bei der Aufnahme den Spermaballen mittels des Öffnungshebels aus dem Spermienbehälter (nach ANGERMANN 1957).
Abk.: ÖA = Öffnungsapparat; ÖH = Öffnungshebel; Spb = Spermienballen; Sph = Spermienbehälter.

Spermien eindringen, da ansonsten die Chromosomenverhältnisse gestört würden, und eine geordnete Entwicklung nicht ablaufen könnte. Für einzelne Organismen sind die Abläufe bei der Befruchtung sehr genau exemplarisch untersucht worden. Hier kann darauf nicht weiter eingegangen werden (z.B. MÜLLER & HASSEL 1999).

Vielmehr soll hier kurz betrachtet werden, welche Mechanismen bei Spinnentieren entwickelt wurden, um zu einer Befruchtung der Eizellen durch Spermien zu kommen.

Der primäre, ursprüngliche Mechanismus ist der der äußeren Befruchtung. Er ist v.a. bei Meerestieren realisiert und besteht darin, dass Männchen und Weibchen zu einer bestimmten Zeit, häufig synchronisiert durch äußere Zeitgeber (z.B. Temperatur, Tageslänge, Mondphase u.ä.), ihre Geschlechtsprodukte ins freie Wasser entleeren. Durch die Synchronisation wird erreicht, dass viele Geschlechtszellen zur gleichen Zeit am gleichen Ort vorhanden sind und damit die Wahrscheinlichkeit gegeben ist, dass ein ausreichender Teil tatsächlich zur Befruchtung kommt, indem die Spermien eine kurze Strecke sich schwimmend zur Eizelle bewegen.

Schon bei vielen Meerestieren ist dieser, doch immer noch sehr stark von Zufällen beeinflusste, Befruchtungstyp durch die Entwicklung von mehr oder weniger komplizierten Paarungsmechanismen abgewandelt, mit denen sich die beiden Geschlechtspartner aufeinander abstimmen und damit den Befruchtungserfolg sichern. Dieser Mechanismus ist bei den Verwandten der Arachnida, nämlich den marinen Pantopoda (sogen. Asselspinnen) und v.a. auch den den Spinnentieren noch näher stehenden Xiphosura (den Schwertschwänzen) realisiert (Abb. 2a). Bei letzteren kommt es zu einer Paarung, in deren Verlauf die Eier abgegeben werden, über die dann das Männchen sein Sperma entleert. Es handelt sich also um eine abgewandelte, äußere Befruchtung.

Bei terrestrischen Tieren, zu denen die Spinnentiere wenigstens seit dem Silur oder gar seit dem frühen Ordovicium (KRAUS 1976; MORITZ 1993; BERNINI et al. 2002) gehören, ist dieser Weg der äußeren Befruchtung nicht mehr möglich. Die Geschlechtszellen würden an der Luft vertrocknen bzw. würden nicht zu einander gelangen können, da das Medium Wasser fehlt. So mussten andere Mechanismen gefunden werden, um das Land als neuen Lebensraum nutzen zu können. Es findet innere Befruchtung im Weibchen statt, wobei unterschiedliche Spermaübertragungs-(Besamungs)wege entwickelt wurden. Grundsätzlich stehen die folgenden Möglichkeiten zur Auswahl (die als Mechanismen der Übertragungssicherung natürlich auch bei aquatischen Tieren entwickelt sein können):

Indirekte Spermatophorenübertragung: Hierbei setzt das Männchen einen Spermabehälter aus Sekret auf das Substrat. Das Weibchen nimmt diesen Behälter oder Teile davon auf. Dieser Befruchtungstyp kann mit oder ohne Paarungsverhalten ablaufen (Scorpiones, Pseudoscorpiones, Uropygi, Amblypygi, viele actinotriche Acari) (Abb. 2b, 3, 4).

Direkte Spermatophoren- bzw. Spermaübertragung mit Hilfe von Gonopoden: Hierbei überträgt das Männchen mit Hilfe von umgewandelten Extremitäten (= Gonopoden), eine Spermatophore oder einen Spermatropfen direkt in die weibliche Geschlechtsöffnung oder spezielle Kopulation-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sporen (Araneae, Ricinulei, manche Solifugae, viele anactinotriche Acari) (Abb. 2c).

Direkte Spermaübertragung mit Hilfe eines Penis (Opiliones, viele actinotriche Acari) (Abb. 2d).

Wie man sehen kann, sind alle diese Möglichkeiten bei Spinnentieren realisiert worden, wobei die Acari die größte Vielfalt repräsentieren (THOMAS & ZEH 1984; MORITZ 1993).

Selbstverständlich können die beiden letztgenannten Übertragungstypen nur während eines meist recht komplizierten Paarungsspieles erfolgreich durchgeführt werden. Dieses ist auch insofern von Bedeutung, als die meisten Arachnida räuberisch sind, so dass die Partner „sich erst gegenseitig zu erkennen geben müssen", um vom Gegenüber nicht als Beute betrachtet zu werden. Der erste Typ, die indirekte Spermatophorenübertragung, kann auf ein Paarungsspiel verzichten (s.u.).

Es soll nicht verschwiegen werden, dass von einigen Arachnidengruppen der Typ der Spermaübertragung noch unbekannt ist: Palpigradi (Palpenläufer), Cyphophthalmi (Zwergweberknechte) sowie innerhalb der Acari von den Opilioacarida und Holothyrida.

1.4 Brutfürsorge und -pflege

Wie aus dem Vorherstehenden hervorgeht und weiter unten noch im Detail deutlicher werden wird, ist bis zur erfolgreichen Befruchtung bereits ein erheblicher Aufwand durch die Elterntiere betrieben worden. Ein Teil dieses Aufwandes ist den Individuen allerdings durch die in Jahrmillionen erfolgte Evolution der Mechanismen durch die Generationenfolge hindurch und deren Etablierung im genetischen Programm abgenommen worden. Aber auch die Einzelindividuen haben nach wie vor einen erheblichen Beitrag bei der Realisierung der Befruchtungsmechanismen zu leisten: Die entsprechenden Strukturen müssen in der Individualentwicklung geordnet aufgebaut werden. Die Entwicklung der Keimzellen erfordert einen erheblichen Stoff- und Energieaufwand, und die Umstände der Besamung verbrauchen weitere Ressourcen. Demzufolge ist es plausibel, dass viele Organismen

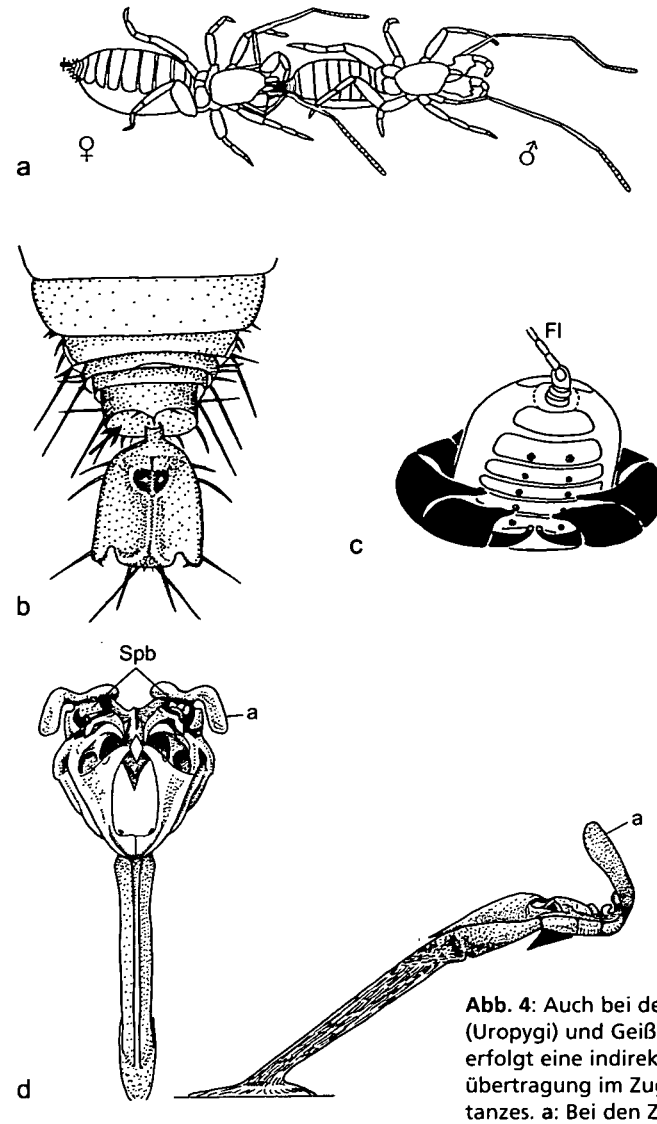


Abb. 4: Auch bei den Geißelskorpionen (Uropygi) und Geißelspinnen (Amblypygi) erfolgt eine indirekte Spermatophorenübertragung im Zuge eines Paarungstanzes. **a**: Bei den Zwerggeißelskorpionen (Schizomida, Schizomidae; hier *Schizomus sturmi*) hakt sich das Weibchen mit Hilfe seiner Cheliceren an einen knopfförmigen Fortsatz (Flagellum) des Männchens ein und folgt ihm in einem Tandemlauf bis es zur Spermatophorenabgabe kommt. **b**: Das knopfförmige Flagellum des Männchens von *S. sturmi*. Der Pfeil zeigt die Gruben, in die sich die Cheliceren des Weibchens einhaken (nach STURM 1958). **c**: Bei dem Geißelskorpion *Mastigoproctus giganteus* (Thelyphonida, Thelyphonidae) bearbeitet das Männchen mit seinen Pedipalpenscheren (schwarz) die Geschlechtsöffnung des Weibchens, nachdem dieses die Spermatophore aufgenommen hat (nach WEYGOLDT 1972). **d**: Besonders bizarr und kompliziert sind auch die gestielten Spermatophoren der Amblypygi (hier *Phrynus marginemaculatus*, Phrynidae; links Ansicht von vorn, rechts Seitenansicht). Beachte die vergleichsweise kleinen Spermienballen (nach WEYGOLDT 1969a). **Abk.**: Fl = Flagellum; a = flügelförmiger Seitenlappen; Spb = Spermienballen.

und so auch viele Spinnentiere, weiteren Aufwand für die Sicherung des Befruchtungserfolges betreiben. Dies kann von den einzelnen Geschlechtern unterschiedliche Verhaltensweisen bzw. Strategien erfordern (s.u.). Hier soll zunächst nur daran gedacht werden, dass die Muttertiere z.B. besondere Vorräte in den Eizellen deponieren (Dotter, aber auch Organellen s.u.). Des weiteren besteht die Möglichkeit, die Individualentwicklung des Nachkommen teilweise oder ganz in der Mutter und damit in einem geschützten Umfeld ablaufen zu lassen (lecitotrophe und matrotrophe Viviparie: Skorpione, viele Milben). Eier können mit bestimmten Strukturen versehen werden, die der Anheftung, dem Schutz vor Austrocknung, der Tarnung usw. dienen. Sie können von der Mutter versteckt (z.B. Solifugen,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 5: Ein Solifugen-Weibchen kurz vor der Eiablage beim Eingraben.

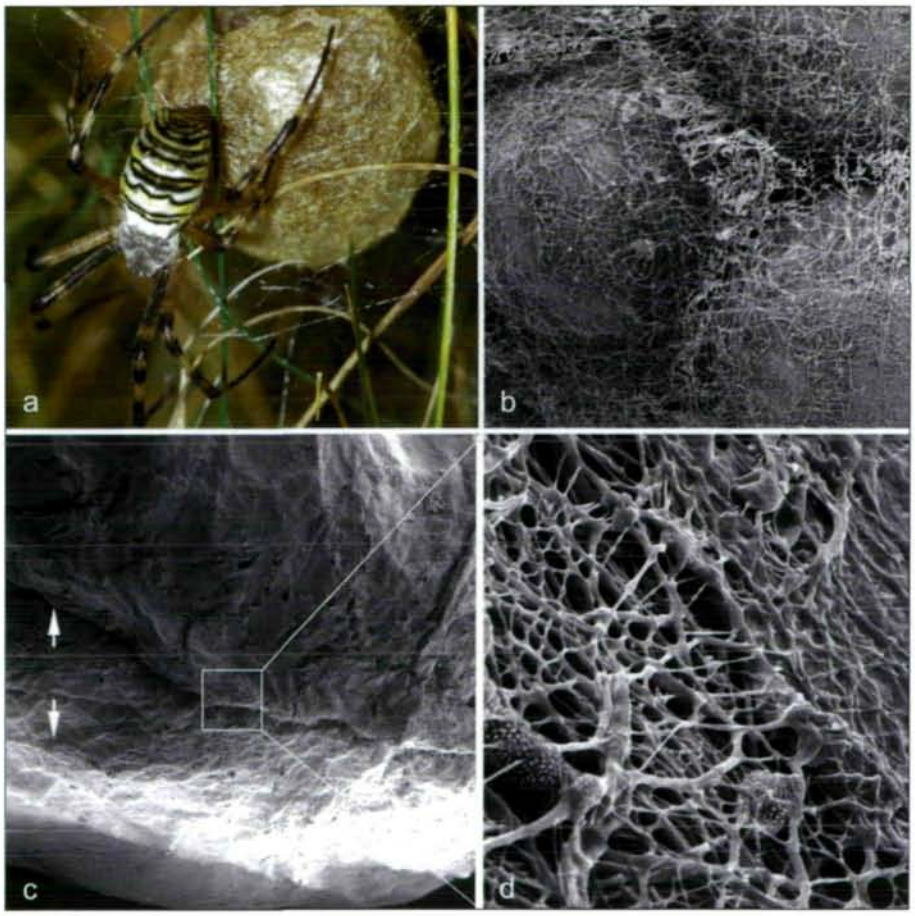


Abb. 6: Spinnen (Araneae) umgeben ihre Eiballen grundsätzlich mit Spinnfäden. Die entstehenden Gebilde können unterschiedlich kompliziert sein. Es gibt lockere Netze und dichte Kokons, die aus verschiedenen Gespinstschichten aufgebaut sein können. **a**: Ein Weibchen der Wespenspinne *Argiope bruennichi* (Araneidae) bewacht seinen großen Kokon. **b**: Das Weibchen der Zitterspinne *Pholcus phalangioides* (Pholcidae) umgibt seinen Eiballen mit wenigen Fäden. Dieser Eiballen wird mit den Cheliceren gehalten. REM: 50x. **c**: Wolfspinnenweibchen (Lycosidae; hier *Pardosa amentata*) fertigen einen sehr dichten Kokon, der an den Spinnweben angeheftet getragen wird. Nach einer gewissen Zeit erweitert das Weibchen den Kokon, indem es einen ringförmigen Spalt (Pfeile) schafft, den es mit einem lockeren Gespinst verschließt. Vermutlich wird hierdurch die Luftversorgung der Jungspinnen verbessert. REM: 140x. **d**: Ausschnitt aus c etwa der Markierung in c entsprechend. REM: 1750x.

Abb. 5, oder manche Milben) und/oder mit besonderen Sekreten umhüllt werden (Kokonbildung bei Spinnen z.B.; Abb. 6). Skorpione und manche Spinnen (z.B. Wolfsspinnen) tragen ihre noch nicht vollkommen entwickelten Jungen nach deren Geburt bzw. Schlupf anfangs auf dem Rücken herum, bevor sie selbständig werden (Abb. 7). Uropygi, Amblypygi und Pseudoscorpiones tragen dagegen ihre Eier und unfertigen Jungen auf der Bauchseite angeheftet (Abb. 8). Es können bei manchen Arten dieser Gruppen Sekretbehälter ausgeschieden werden, in denen die Nachkommen von der Mutter herumgetragen und sogar ernährt werden (WEYGOLDT 1969b; MORITZ 1993).

All dies erfordert besondere Strukturen, physiologische Prozesse und Verhaltensweisen, die über lange Zeiträume evolviert wurden und eine Gesamtinvestition der Generationenfolge in dieses fundamentale Geschehen der Fortpflanzung bedeutet und z.T. hochkomplexe Ergebnisse geliefert hat.

Als Bestandteile dieses fundamentalen Phänomens stehen alle diese, das Fortpflanzungsgeschehen ermöglichenden, evolvierten Ergebnisse permanent unter einem hohen Selektionsdruck und müssen sich in jeder Generation wieder neu bewähren. Dabei sind selbst kleinste Veränderungen in den so „mühevoll" erworbenen Systemen mit hohem Risiko behaftet, da sie ja sehr leicht zu einer massiven Störung des komplizierten Ganzen führen können und damit das Ziel, die Produktion von Nachkommen, gefährden bzw. zunichte machen würden.

Trotzdem gibt es gerade bei den Fortpflanzungssystemen eine enorme Vielfalt, weshalb Merkmale aus diesem Bereich vielfach zur taxonomischen Kennzeichnung herangezogen werden. Diese hochspezialisierte Vielfalt ist sicher gerade eine Folge des hohen Selektionsdruckes (natürliche und sexuelle Selektion s.u.), der auf diesen Bildungen liegt.

2 Fortpflanzungsorgane

Die primären Fortpflanzungsorgane sind bei bisexuellen Tieren die Hoden (Testes) der Männchen bzw. Eierstöcke (Ovarien) der Weibchen. In ihnen erfolgt die Entwicklung der Geschlechtszellen (Keimzellen).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Auf diese wird hier näher eingegangen. Die anatomische Darstellung der Geschlechtsorgane soll hier nur in Sonderfällen gestreift werden. Grundsätzlich sind diese Bildungen paarig, bei manchen Gruppen gibt es aber auch unpaare Gonaden (z.B. viele Milben).

2.1 Männliche Geschlechtsorgane und Entwicklung der Samenzellen

Der Gesamtprozess der Spermienentwicklung heißt Spermatogenese. Er umfasst die Entwicklung von den männlichen Urkeimzellen (Spermatogonien) bis zu den fertigen, befruchtungsfähigen Spermien. Ein bestimmter Abschnitt dieser Entwicklung, nämlich der nach der Meiose erfolgende Differenzierungsprozess der nun haploiden Spermatiden zu der definitiven, arttypischen Spermiengestalt, wird Spermiogenese (auch Spermiocytogenese oder Spermiohistogenese) genannt.

Die Hoden umfassen neben den Keimzellen grundsätzlich auch immer somatische Zellen, die als Hilfszellen bezeichnet werden können (Abb. 9, 10a). Sie halten die Struktur des Hodens aufrecht und vermitteln zwischen den Keimzellen und dem Restkörper, indem über sie vermutlich, wie bei anderen Tieren auch, eine Versorgung bzw. Entsorgung erfolgt. In Analogie zu den Hoden der Wirbeltiere werden diese Zellen gelegentlich auch Sertoli-Zellen genannt. Die somatischen Zellen bilden einen Gewebeverband, in dessen Maschenwerk die Keimzellentwicklung abläuft. Dabei liegen die frühen Stadien der Entwicklung meist peripher und sind durch einen relativ großen, runden Zellkern ausgezeichnet. Im Zuge mitotischer Teilungen entstehen Zellgruppen, die sich synchron weiter entwickeln und untereinander lange über Zellbrücken in Verbindung bleiben. Diese Zellgruppen gleichen Entwicklungsstandes bezeichnet man als Zysten, die durch somatische Zellen von benachbarten Zysten, u.U. anderen Entwicklungsstandes, getrennt sind. Schließlich erfolgt die Meiose und die artspezifische Ausdifferenzierung. Am Ende der Spermiogenese werden die Spermien, nachdem die Zellbrücken getrennt wurden, in unterschiedlicher Weise in ein Hodenlumen entlassen. Dieses setzt sich in den ausleitenden Samenleiter (Vas deferens oder auch Ductus deferens) fort. In den Vasa deferentia werden vielfach Sekrete gebildet, die an einer Spermatophorenbildung beteiligt sind (z.B. viele Milben; ALBERTI 1974; WITTE 1975a) oder die Spermien oder Spermiengruppen direkt umhüllen (z.B. Spinnen; ALBERTI & WEINMANN 1985).

Abb. 7: Skorpione (hier *Euscorpius flavicaudis*) sind grundsätzlich lebendgebärend. Die Weibchen tragen die noch unvollkommen entwickelten Jungtiere bis zur ersten Häutung auf dem Rücken. Foto: G. ZECK-KAPP.

Besonderheiten in der Ausstattung mit somatischen Zellen findet man bei den actinotrichen Milben, bei denen die Hoden jeweils nur aus einer somatischen Zelle, entweder mit einem Riesenkern (z.B. manche

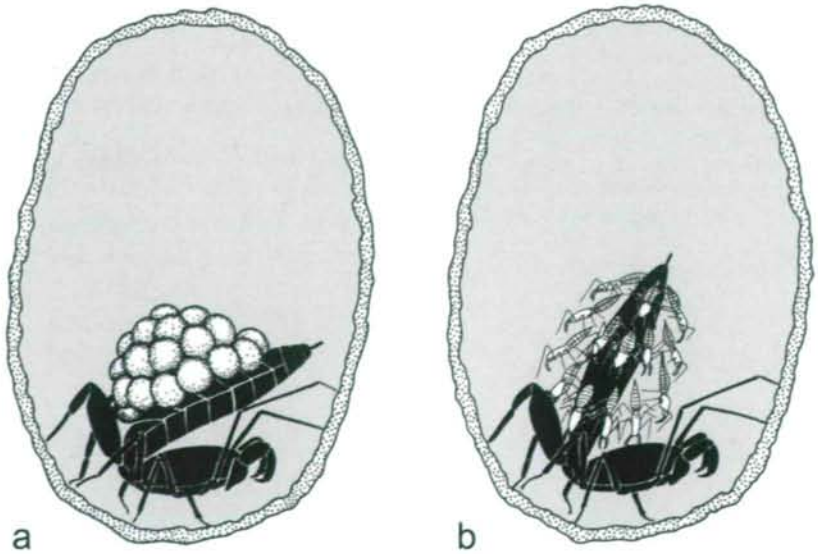


Abb. 8: Zwerggeißelskorpione (hier *Schizomus pentapeltis*) bauen kleine Brutkammern im Boden, in denen die Weibchen ihre Eier ablegen, die sie auf der Bauchseite mit Sekret anheften. Die Jungtiere verbleiben bis zur ersten Häutung auf der Mutter (nach ROWLAND 1972).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

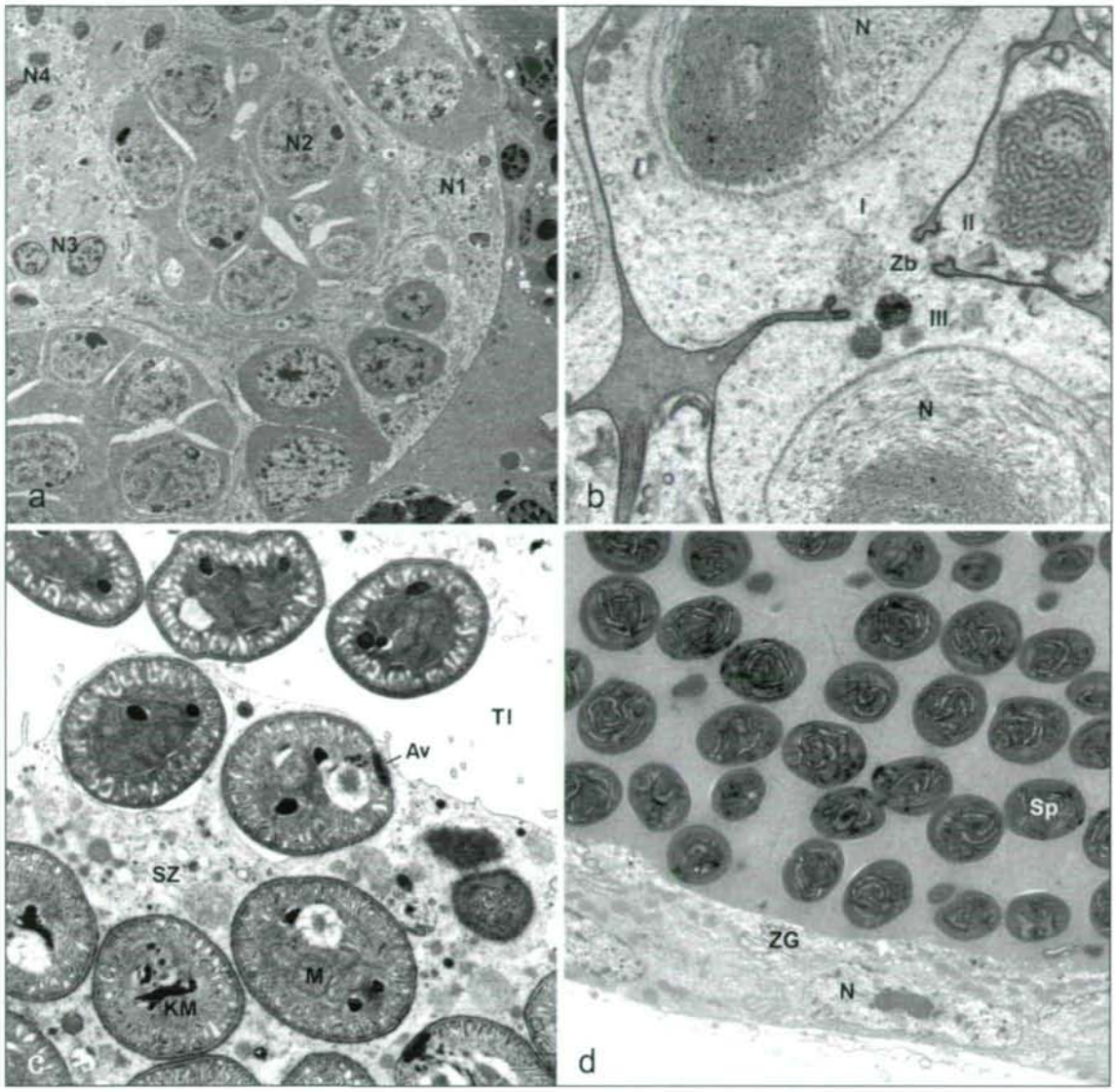


Abb. 9: Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen (TEM) aus dem Hoden von verschiedenen Spinnentieren. **a**: Detail aus dem Hoden der Streckerspinne *Tetragnatha obtusa* (Tetragnathidae) mit Spermatocyten in frühen Phasen der Spermatogenese. Beachte die zystenförmige Einbettung der Keimzellen in das somatische Gewebe. TEM: 1250x. **b**: Drei Spermatiden (I-III) von *Wandella orana* (Filistatidae), die sich bereits in der Phase der fibrillären Kernkondensation befinden, sind noch über Zellbrücken miteinander verbunden (nach MICHALIK et al. 2003). TEM: 9250x. **c**: Hoden der actinotrichen Samtmilbe *Dolichothrombium borceai* (Actinedida, Trombidiidae). Die reifen Spermien sind einzeln in das somatische Gewebe eingelassen und werden nun in das Hodenlumen entlassen (nach ALBERTI 1980b). TEM: 7600x. **d**: Vas deferens von *Tetragnatha pinicola* mit den hier bereits eingerollten und von einer Sekrethülle umgebenen Cleistospermien. TEM: 3750x. **Abk.**: Av = Akrosomvakuole; KM = Kernmaterial; M = Mitochondrium; N = Zellkern (Nucleus); N1 = Kern einer somatischen Zelle; N2-N4 Kerne von Spermatocyten in fortschreitender Entwicklung; Sp = Spermium; SZ = somatische Zelle; Tl = Hodenlumen; Zb = Zellbrücke; ZG = Zellgrenze zwischen zwei Epithelzellen der Wand des Vas deferens.

Actinedida, Oribatida) oder wenigen kleinen Kernen (z.B. Tetranychidae) besteht (Abb. 10b). Während sich bei den meisten Arachnida die Zysten wohl weit öffnen und die Spermien entlassen, werden bei den actinotrichen Milben die Spermien einzeln aus der dichten Umhüllung der somatischen Zellen ausgeschieden (Abb. 9c).

Eine weitere Besonderheit dieser Milben-Gruppe ist, dass der Hoden neben dem beschriebenen Keimteil noch einen drüsigen Bereich beinhaltet. Bei den Milben scheint es sicher zu sein, dass das Sekret dieses Abschnittes primär an der Bildung einer Spermatophore beteiligt ist (ALBERTI 1974; WITTE 1975a).

Die Spermien enthalten grundsätzlich die folgenden, bei Metazoa weit verbreiteten Komponenten (BACCETTI & AFZELIUS 1976; Abb. 11):

Einen Akrosomkomplex, der eine Akrosomvakuole (auch Akrosomvesikel genannt) und eine darunter gelegene subakrosomale Substanz umfasst. Die Akrosomvakuole enthält Enzyme, die der punktuellen Auflösung der Eihülle dienen und entspricht einem Lysosom. Sie wird im Laufe der Spermatogenese mit Hilfe des Golgi-Apparates gebildet. Die subakrosomale Substanz besteht bei Spinnentieren primär aus einer amorphen Komponente und einer strukturierten. Die letztere bildet ein Bündel von Fibrillen, das Akrosomfilament, das wahrscheinlich ebenfalls der Durchdringung der Eihülle dient bzw. das Spermium am Ei befestigt. Es stellt demnach sehr wahrscheinlich ein präformiertes Perforatorium dar.

Der Spermienkopf, an dessen Spitze die Akrosomvakuole liegt, wird quantitativ

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

durch den im elektronenmikroskopischen Bild dunklen Zellkern dominiert, dessen Chromosomensubstanz stark verdichtet ist, so dass sie wohl – wie bei den meisten Spermien – praktisch inaktiviert ist.

Hinter dem Kern liegt primär das Mittelstück mit den Mitochondrien, die die Energie für den Antrieb durch das Flagellum liefern. Auch die Basis des Flagellums liegt in diesem Bereich, häufig etwas in eine posteriore Einbuchtung des Zellkerns (Kernbucht) hineinverlagert. Die Flagellumbasis besteht im Grundtyp aus zwei Centriolen, die bei fast allen Cheliceraten in Tandemstellung hintereinander angeordnet und von besonderer Substanz umlagert sind. Diese Substanz bildet das „centriolar adjunct".

Das hintere Ende des Spermiums ist das sogenannte Schwanzstück, das v.a. aus der Schwanzgeißel (Flagellum), der Antriebsstruktur des Spermiums, besteht.

Folgende Spermientypen werden bei Arachniden entwickelt (Abb. 12):

Filiform-flagellate Spermien, d.h. fadenförmige Spermium mit einem Flagellum, kommen innerhalb der Spinnentiere nur bei den Skorpionen vor.

Eingerollt-flagellate Spermien findet man bei Pseudoscorpiones, Uropygi, Amblypygi, Araneae und Ricinulei. Diese Spermien entwickeln eine Schwanzgeißel, die später in das Cytoplasma des Zellkörpers eingelagert und um den Zellkern gewickelt wird. Die Spermien der Zwergweberknechte (Cyphophthalmi) nehmen eine Zwischenstellung zu dem folgenden Typ insofern ein, als sie im Laufe der Spermiogenese ein Flagellum anlegen, das später eingerollt und reduziert wird. Andere Opiliones zeigen das nicht.

Aflagellate Spermien, ohne Schwanzgeißel, kennzeichnen demnach die Opiliones sowie Palpigradi, Solifugae und Acari.

Einzelne Spermien können zu Gruppen von mehr oder weniger definierter Größe zusammengefasst werden. Derartige Spermienaggregate hat man innerhalb der Arachniden bei Skorpionen, Araneen, Opiliones, Solifugen und Milben gefunden (ALBERTI & WEINMANN 1985; ALBERTI 1988a, 2000; PERETTI & BATTÁN-HORENSTEIN 2003).

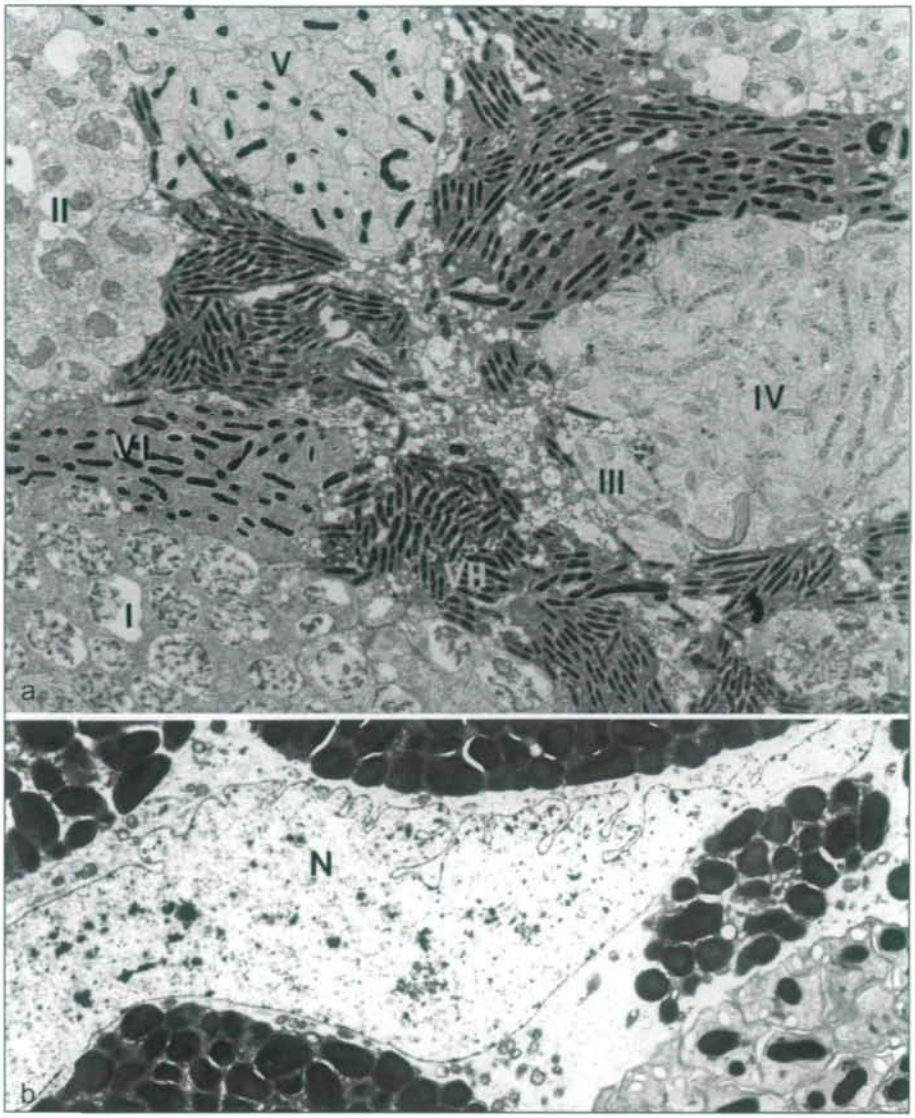


Abb. 10: Ausschnitte aus dem Hoden actinotricher Milben. **a**: Typischer Aufbau des Hodens von *Linopodes motatorius* (Actinedida, Eupodidae) aus Zysten von Keimzellen in unterschiedlichen Phasen der Spermatogenese (I-VI). Zur Spermienmorphologie vergleiche Abb. 19. TEM: 4600x. **b**: Hoden der Moosmilbe *Damaeus onustus* (Oribatida). Im Zentrum der großen somatischen Zelle, in die die Keimzellzysten eingebettet sind, liegt ein Riesenkern. TEM: 3450x (beide Abb. nach ALBERTI 1980b). **Abk.**: N = Zellkern.

Es kann kein Zweifel daran bestehen, dass die Skorpione den ursprünglichsten Spermientyp innerhalb der Spinnentiere besitzen. Dies spiegelt ihre allgemein als besonders ancestral angesehene Organisation innerhalb der Arachnida wieder. Noch ursprünglicher und damit dem sogenannten „primitiven Spermientyp" oder „Aquaspermium" von Formen mit äußerer Befruchtung besonders ähnlich sind die Spermien der Xiphosura, der möglicherweise nächstverwandten Gruppe der Arachnida (s.o.). Hier deutet sich schon die Möglichkeit an, eine Lesrichtung der Spermienmerkmale von ursprünglich (plesiomorph) nach abgeleitet (apomorph) zu erkennen, und damit diese taxontypischen Merkmale für phylogenetisch-systematische bzw. evolutionsbiologische Überlegungen zu benutzen. Das hat man auch, wie bei allen anderen Tiergruppen, getan und konnte eine Fülle von Merk-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

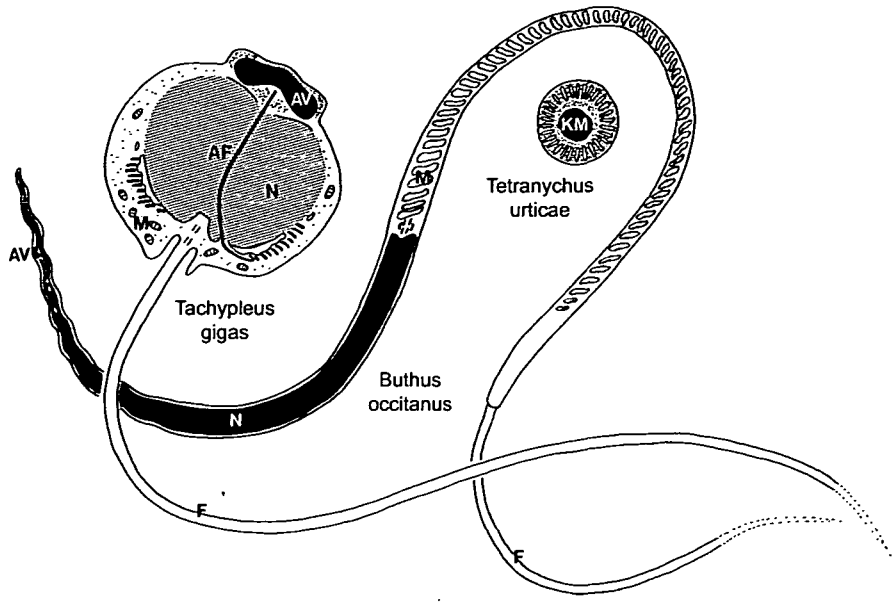


Abb. 11: Zwei extreme Spermienformen von Arachnida: filiform-flagellat (*Buthus occitanus*, Scorpiones) und aflagellat (*Tetranychus urticae*, Acari) im Vergleich zu dem primitiven Typ (Aquaspermium) von *Tachypleus gigas* (Xiphosura) (nach ALBERTI 1991). **Abk.**: AF = Akrosomfilament; AV = Akrosomvakuole; KM = Kernmaterial; M = Mitochondrien; N = Zellkern.

malen feststellen, die für derartige Überlegungen wertvoll sind. Diese Untersuchungen sind in Bezug auf Spinnentiere am weitesten bei Weberknechten, Spinnen und Milben gediehen und sollen hier mit einigen Aspekten kurz vorgestellt werden.

2.1.1 Opiliones

Cyphophthalmi oder Zwergweberknechte sind bisher die einzigen Spinnentiere, von denen dimorphe Spermien sicher bekannt geworden sind (Abb. 13; JUBERTHIE et al. 1976). Darunter versteht man, dass ein und dasselbe Männchen zwei verschiedene Spermientypen hervorbringt. Dieses eigenartige Phänomen ist von anderen Tiergruppen bereits lange bekannt (z.B. HEALY & JAMIESON 1981; SWALLOW & WILKINSON 2002 – die in dieser Arbeit gemachte Angabe, dass Spermiendimorphismus auch bei Araneae vorkäme, beruht auf einem offensichtlichen Irrtum). Meist ist ein Spermientyp nicht befruchtungsfähig (sogenannte Paraspermien) und dient als Hilfszelle den fertilen Spermien (sogenannte Euspermien), z.B. als Transportzelle. Die funktionelle Bedeutung des Spermiendimorphismus der Zwergweberknechte ist allerdings nicht bekannt. In zwei Entwicklungslinien bilden sich innerhalb derselben Zyste, also als Schwesterzellen, die beiden Typen, wovon einer wenig oder keine DNS enthält. Diese sicher nicht befruchtungsfähigen Spermien ordnen sich um eine Gruppe kleinerer fertiler Spermien an, so dass kugelförmige Zell-

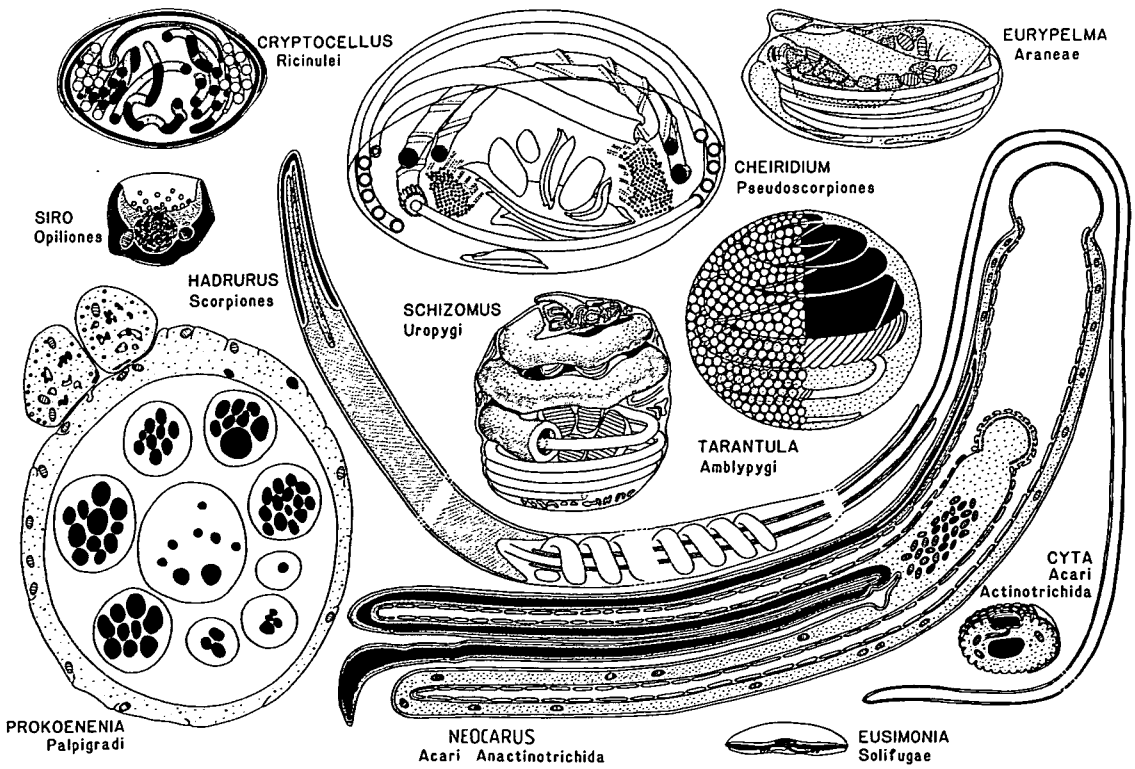


Abb. 12: Übersicht über die bei den Arachniden realisierten Spermientypen (nach ALBERTI 1995).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

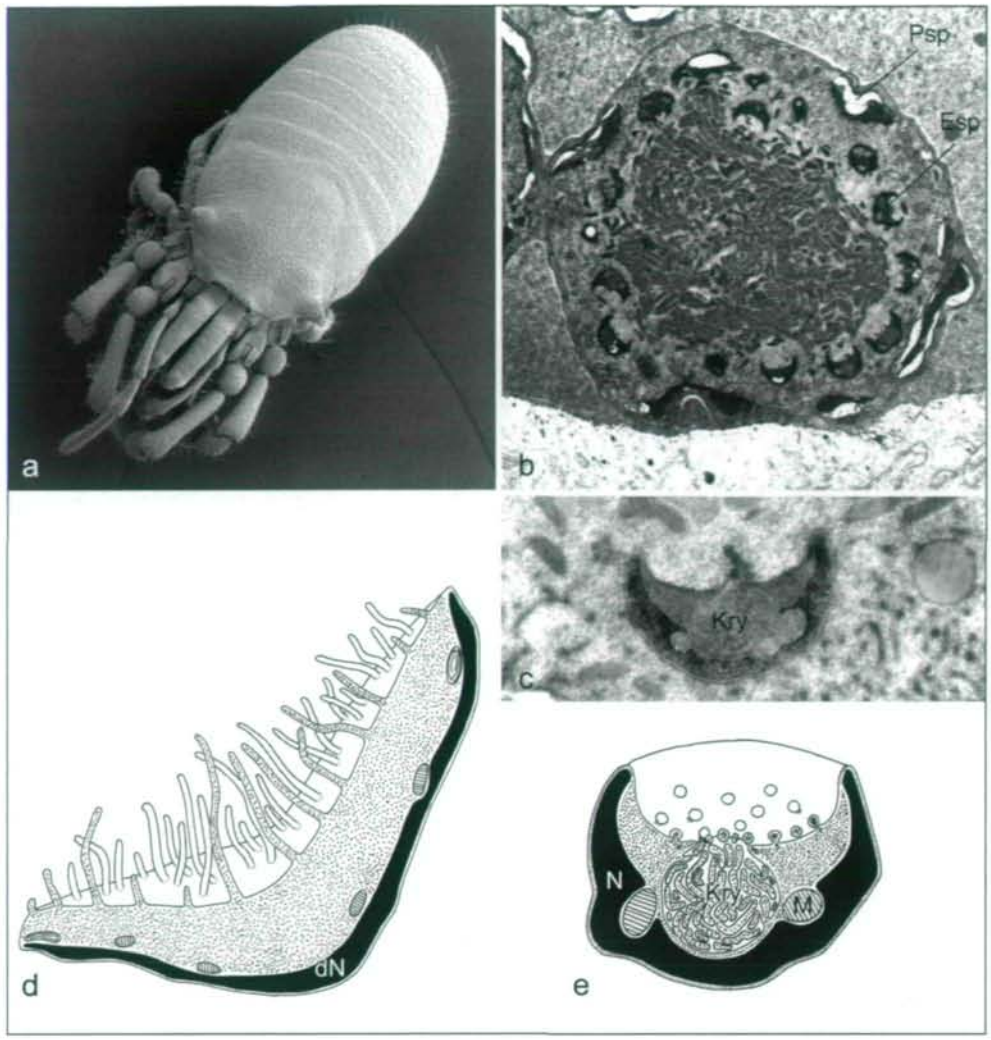


Abb. 13. Zwergweberknechte (Opiliones, Cyphophthalmi) der Gattung *Siro* produzieren zwei Spermientypen: fertile Euspermien und infertile Paraspermien, die mit Hilfe von Sekreten in kugelförmige Spermienpakete zusammengefasst werden. **a**: *Siro duricorius* (Sironidae). REM: 30x. **b**: Fertiges Spermienpaket von *S. duricorius* aus dem Vas deferens. TEM: 2900x. **c**: Tassenförmiges, aflagellates Euspermium von *S. duricorius*. TEM: 14.500x. **d**: Schemazeichnung eines Paraspermiums. **e**: Schemazeichnung eines Euspermiums (b–e nach ALBERTI im Druck). **Abk.**: dN = degenerierter Zellkern; Esp = Euspermium; Kry = Krypte; M = Mitochondrium; N = Zellkern; Psp = Paraspermium.

aggregate entstehen, die noch mit speziellen Sekreten ausgestattet sind. Dieser Spermiendimorphismus ist von drei Arten der Gattung *Siro* bekannt (ALBERTI im Druck). Eine weitere Besonderheit der Spermatogenese der Cyphophthalmi ist, dass eine transitorische, freie Geißel entsteht. Die Ausbildung einer freien Geißel ist sicher ein ursprüngliches Merkmal innerhalb der Opiliones. Andere Weberknechte zeigen diese Geißelbildung nicht (JUBERTHIE & MANIER 1978; JONES & COKENDOLPHER 1985). Das Mikrotubuli-Skelett (Axonema) wird später in den Zellkörper aufgenommen und eingerollt. Diese letztere Besonderheit erinnert an das Einrollen der begeißelten Spermien bei den Pseudoscorpiones, Uropygi, Amblypygi, Araneae und Ricinulei (WEYGOLDT & PAULUS 1979a, b; ALBERTI 1990, 2000).

2.1.2 Araneae

Spinnen sind insofern bemerkenswert, als sie alle Spermien vom eingerollt-flagellaten Typ produzieren (Abb. 14). Das Flagellum zeigt grundsätzlich ein 9x2+3 Mikrotubuli-Skelett und weicht damit von dem Grundmuster, welches früh innerhalb der Eukaryota entwickelt wurde, nämlich dem 9x2+2 Muster, ab (ŌSAKI 1969; DALLAI et al. 1995; ALBERTI & WEINMANN 1985, ALBERTI 1990, ALBERTI et al. 1986; ALBERTI & COYLE 1991; MICHALIK et al. 2003). Dieses abweichende Axonema findet sich auch bei den Geißelspinnen und Geißelskorpionen (JESPERSEN 1978; PHILLIPS 1976; ALBERTI & PALACIOS-VARGAS 1987) und ist ein wichtiges Argument für die Auffassung von einer engeren Verwandtschaft dieser Gruppen (Megoperculata; WEYGOLDT & PAULUS 1979a, b). Im Detail sind die Spermien der Araneae sehr verschieden (Abb. 15). Als Beispiel seien die nun wiederum abweichenden Axonemata der Linyphiiden genannt, die ein 9x2+0 Muster zeigen (Abb. 14b; ALBERTI 1990), wobei bisher allerdings nur wenige Arten untersucht wurden. Auch die verschiedenartigen Formen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

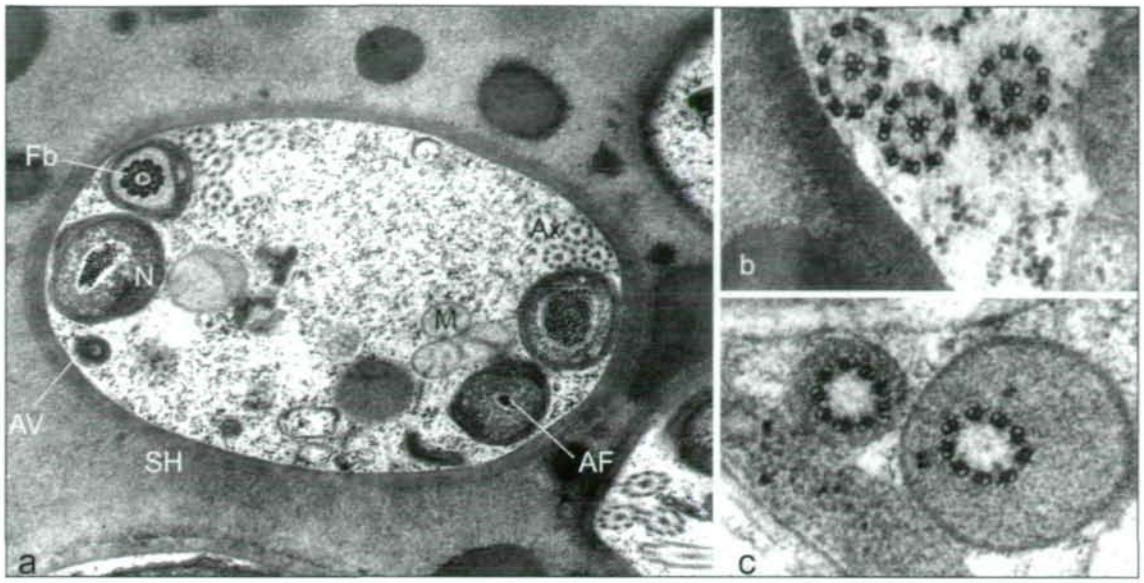


Abb. 14: **a**: Eingerolltes Cleistospermium der Zitterspinne *Pholcus phalangioides* im Vas deferens. Der eingerollte Zellkern ist viermal angeschnitten, ebenso das Axonema (nach ALBERTI & WEINMANN 1985). TEM: 17.000x. **b**: Querschnitte durch das eingerollte Axonema von *P. phalangioides*. Deutlich ist das die Megoperculata als gemeinsames abgeleitetes Merkmal (Synapomorphie) kennzeichnende Axonema-Muster (9x2+3) aus neun gepaarten peripheren Mikrotubuli und drei einzelnen zentralen Tubuli zu erkennen (vgl. Abb. 51) (nach ALBERTI & WEINMANN 1985). TEM: 37.700x. **c**: Querschnitte durch die noch nicht eingerollte Schwanzgeißel von Spermatiden der Baldachinspinne *Linyphia triangularis* (Linyphiidae), die als abgeleitete Besonderheit keine zentralen Tubuli im Axonema besitzt (nach ALBERTI 2000). TEM: 37.700x. **Abk.**: AF = Akrosomfilament; AV = Akrosomvakuole; Fb = Geißel- bzw. Axonemabasis; M = Mitochondrium; N = Zellkern; SH = Sekrethülle (vgl. Abb. 15: *Pholcus*).

der Akrosomkomplexe können hier genannt werden (Abb. 16). Ein anderes Beispiel stellen die merkwürdigen Akrosomkomplexe der Tetragnathidae dar (MICHALIK et al. im Druck a). Besonders herausheben möchten wir, dass die Spinnen unterschiedliche Übertragungsformen bilden. Diese wurden z.T. bereits von BERTKAU (1877) erkannt und auch schon für taxonomische Erwägungen herangezogen. Folgende Typen können unterschieden werden (Abb. 17; BERTKAU 1878; JUBERTHIE et al. 1981; ALBERTI & WEINMANN 1985, ALBERTI 1990, 2000):

Coenospermien stellen Sekretkapseln dar, die mehrere bis viele eingerollte Einzelspermien enthalten. Die Einzelspermien haben keine eigene Sekrethülle. Dieser Typ kommt bei den Mesothelae und Mygalomorphae vor. Innerhalb der Araneomorphae wurde er bisher nur bei den Filistatidae gefunden (ALBERTI & WEINMANN 1985; MICHALIK et al. 2003).

Cleistospermien sind eingerollte Einzelspermien, von denen jedes eine eigene Sekrethülle besitzt. Dies ist der verbreitetste Typ bei den Araneomorphae.

Synspermien sind syncytiale (oder plasmodiale) Spermien, die aus mehreren verschmolzenen, eingerollten Spermienäquivalenten bestehen. Dieser Typ wurde bisher nur bei einigen 6-Augen-Spinnen gefunden (Dysderidae, Segestriidae, Scytodidae, Sicariidae).

Sogenannte Spermatophoren sind komplizierte Sekretschläuche, die eingerollte Einzelspermien enthalten. Jedes Einzelspermium besitzt eine eigene Sekrethülle. Dieser Typ ist bisher nur von einer Höhlenspinne, *Telema tenella*, der Familie Telemidae bekannt.

Die funktionelle Bedeutung dieser verschiedenen Übertragungsformen ist nicht bekannt. Bemerkenswert ist, dass die Coenospermien offenbar bei den ursprünglichen Spinnen inklusive der araneomorphen Filistatiden gefunden werden, was taxonomische Probleme birgt (Abb. 18; ALBERTI 1990; ALBERTI & COYLE 1991; MICHALIK et al. 2003). Des weiteren sind die Synspermien bemerkenswert. Derartige Verschmelzungsprodukte von Spermien sind sehr seltsam und von anderen Organismen bisher nicht bekannt. Ob die Ausbildung der Spermatophoren bei den Telemidae eine Anpassung an das Höhlenleben dieser Spinnen darstellt, wie JUBERTHIE et al. (1981) vermuteten, ist unklar. Sicher ist es keine ursprüngliche Bildung, sondern ebenfalls eine abgeleitete Besonderheit, die nicht mit den Spermatophoren anderer Spinnentiere vergleichbar ist (ALBERTI 2000).

2.1.3 Acari

Die zweite große Gruppe innerhalb der Spinnentiere neben den echten Spinnen bilden die Acari (Milben und Zecken). Sie sind hinsichtlich der vergleichenden Spermatologie von Arachnida am besten untersucht. Seit langem wird diskutiert, ob es sich bei den Acari tatsächlich um eine einheitliche natürliche Verwandtschaftsgruppe, d.h.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Monophylum, handelt oder nicht. So wurden neben Monophylie auch Polyphylie oder Diphylie angenommen (z.B. VITZTHUM 1943; HAMMEN 1977, 1989; LINDQUIST 1984). Aufgrund der spermatologischen Untersuchungen ist es eindeutig, dass die Alternative nur noch Monophylie gegen Diphylie heißen kann (ALBERTI 1980a, b, 1984, 1991b, 2000). Die beiden Hauptgruppen der Milben, nämlich die Anactinotrichida (Opilioacarida = Notostigmata, Holothyrida = Tetrastigmata, Ixodida = Metastigmata, Gamasida = Mesostigmata) und Actinotrichida (Actinedida = Prostigmata u.a., Oribatida = Cryptostigmata, Acaridida = Astigmata) unterscheiden sich grundsätzlich in ihrer Spermienmorphologie (Abb. 19) wie auch im Aufbau der Hoden. Anactinotrichida haben im Grundtyp einen ganz komplizierten Spermientyp (Vakuolentyp), der in allen vier Untergruppen realisiert ist und offenbar nur innerhalb der Gamasida abgewandelt wurde. Dagegen besitzen die Actinotrichida kleine, sehr einfach und sehr verschieden gebaute Spermien. Es gibt keine spermatologischen Übereinstimmungen, die für eine engere Verwandtschaft der beiden Gruppen sprechen könnten. Im Gegenteil, die vermutlich ursprünglichsten Spermien der Actinotrichida lassen sich am ehesten mit den ebenfalls sehr abgeleiteten und einfachen Solifugen-Spermien in Beziehung bringen. Die Spermien der Anactinotrichida sind so eigenartig, dass aussagekräftige Übereinstimmungen (Synapomorphien) mit den Spermien von anderen Spinnentiergruppen praktisch nicht aufgezeigt werden können (Abb. 20, 42). Die spermatologischen Befunde belegen aber eindeutig, dass die Acari in zwei Hauptgruppen zerfallen, die sicher sehr lange getrennt sind. Diphylie ist möglich, kann aber aufgrund spermatologischer Merkmale nicht belegt werden. Eine Aufgliederung in drei gleichberechtigte Hauptgruppen (Opilioacariformes = Opilioacarida, Parasitiformes = übrige Anactinotrichida, Acariformes = Actinotrichida), wie sie in manchen Veröffentlichungen vorgenommen wird, ist demnach abzulehnen, da falsch und irreführend (LINDQUIST 1984; ALBERTI 1984, 2000). Neben der schon mit diesem Beispiel erneut

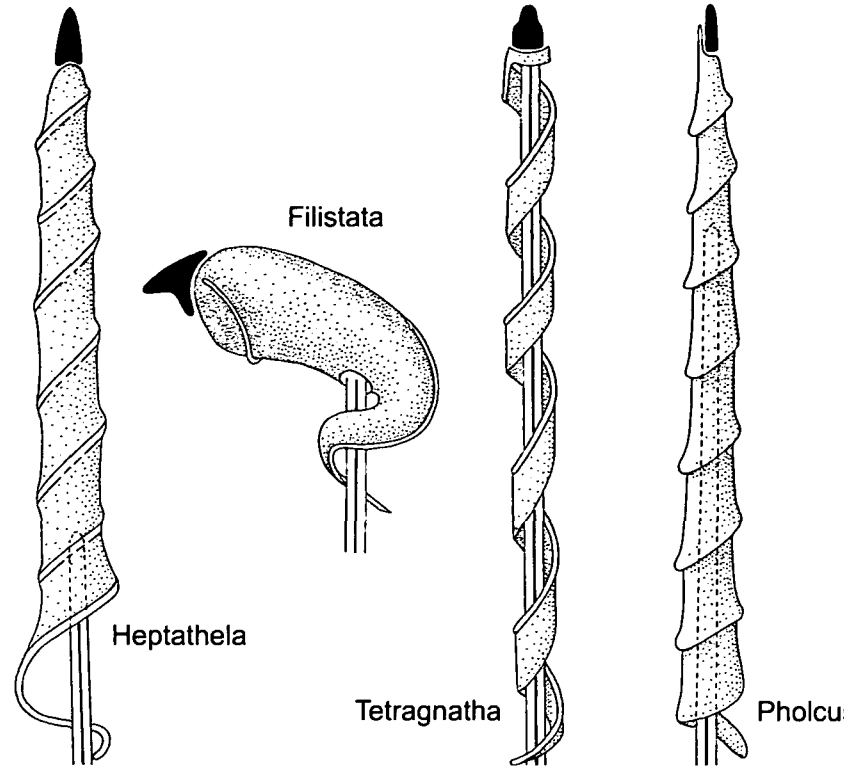


Abb. 15: Spermatidenformen verschiedener Spinnen vor der Einrollung (nur Akrosomkomplex, Zellkern und Schwanzgeißel sind dargestellt). Beachte die grundsätzlich korkenzieherähnliche Kernform sowie den über die Basis der Geißel sich erstreckenden Kernfortsatz unterschiedlicher Länge. Das Akrosomfilament verläuft primär peripher und schraubig im Zellkern (nach ALBERTI 1990).

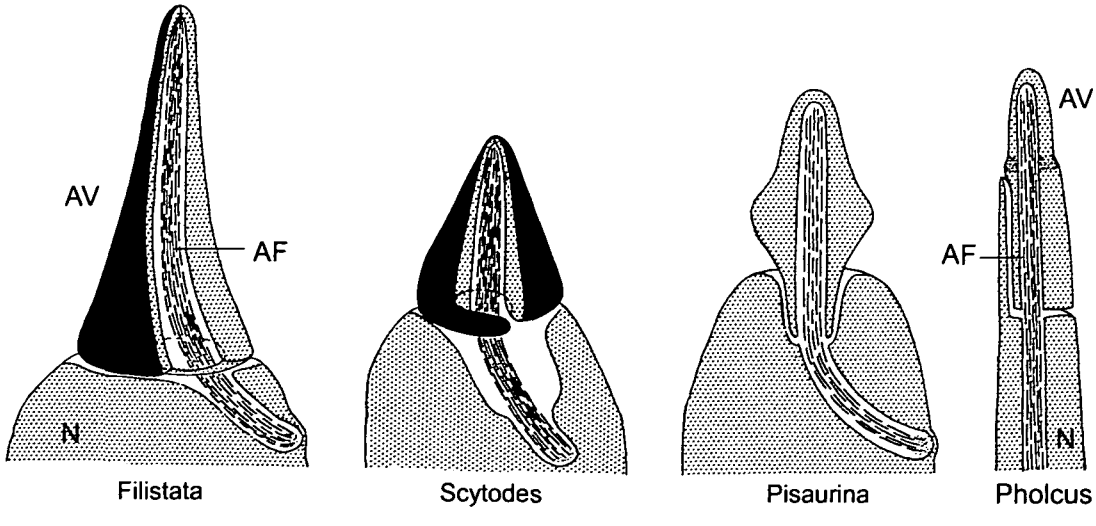


Abb. 16: Verschiedene Akrosomkomplexe von Spinnen (Filistatidae, Scytodidae, Pisauridae, Pholcidae) (nach ALBERTI 1990). **Abk.**: AF = Akrosomfilament; AV = Akrosomvakuole; N = Zellkern.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

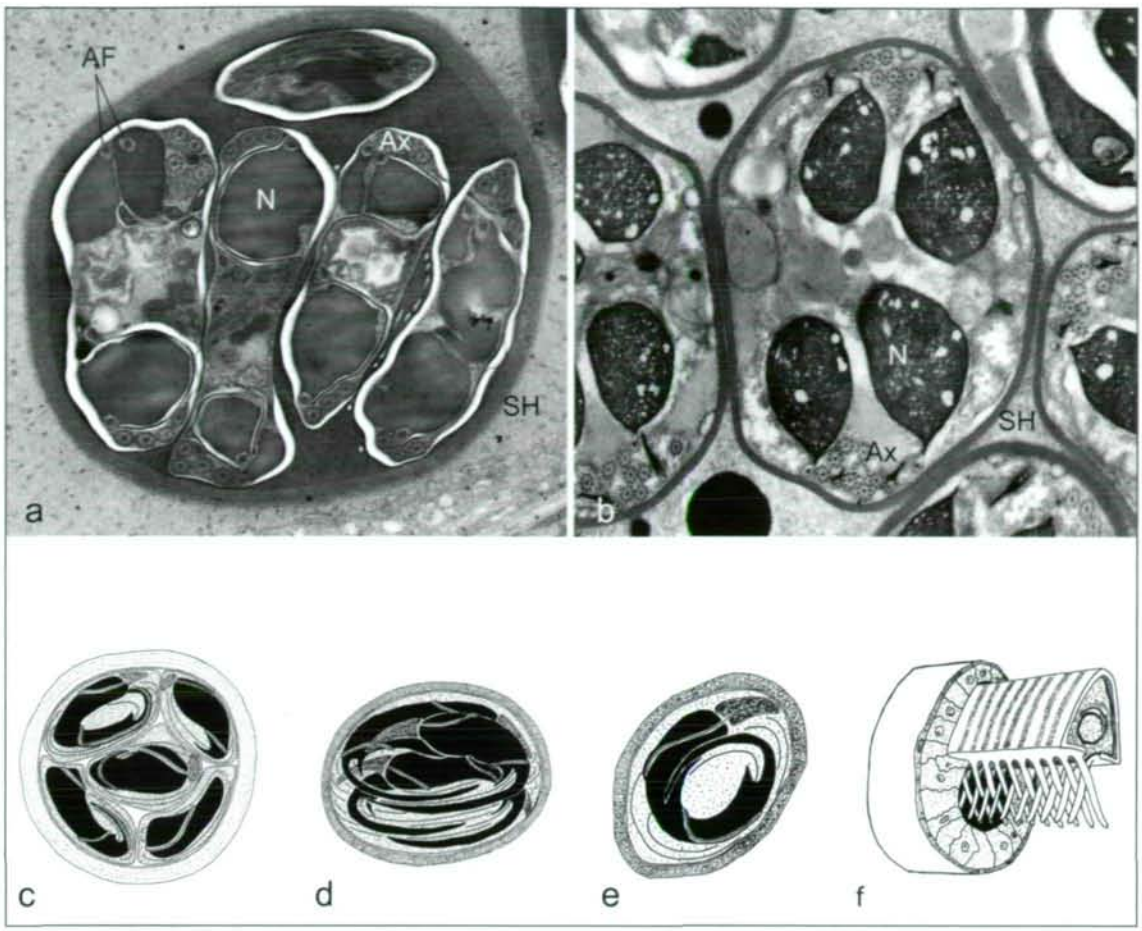


Abb. 17: Übertragungsformen von Spermien bei Spinnen. **a**: Coenospermium von *Wandella orana* (Filistatidae) (nach MICHALIK et al. 2003). TEM: 11.200x. **b**: Synspermium von *Segestria senoculata* (Segestriidae). TEM: 8900x. **c–f**: Schemazeichnungen der Übertragungsformen: Coenospermium (c), Synspermium (d), Cleistospermium (e; vgl. Abb. 14) und sogenannte Spermatophore (nach JUBERTHIE et al. 1981 mit einem Teil des Vas deferens gezeichnet; nach ALBERTI 2000). **Abk.**: AF = Akrosomfilament; Ax = Axonema; N = Zellkern; Sh = Sekrethülle.

belegten Bedeutung von Spermienmerkmalen für die phylogenetisch-systematische Beurteilung einer Tiergruppe, sind die Acari-Spermien aber auch von großem evolutionsbiologischem Interesse. Besonders die so komplizierten Spermien der Anactinotrichida bieten die Möglichkeit, die Evolution dieses Zelltyps innerhalb dieses Taxons nachzuvollziehen, was wiederum auf die phylogenetisch-systematischen Vorstellungen rückwirkt (s.u.).

2.2 Weibliche Geschlechtsorgane und Entwicklung der Eizellen

Die Ovarien bestehen grundsätzlich ebenfalls aus Keimzellen, die von somatischen Zellen begleitet werden. Primär sind die Ovarien der Arachnida schlauchförmig (tubulär) (MORITZ 1993; FOELIX 1996; ALBERTI & COONS 1999, COONS & ALBERTI 1999; FARLEY 1999; FELGENHAUER 1999). Sie verlängern sich in Richtung auf die Geschlechtsöffnung in die Ovidukte, die in unterschiedlicher Weise regional differenziert sein können (s.u.). Die Keimzellen liegen zunächst eingebettet in den somatischen Zellverband der Ovarienwand und werden mitotisch vermehrt. Schließlich setzt die Meiose ein und ein erstes Wachstum der Zellen beginnt. In dieser Phase wird v.a. der Organellen-Bestand erhöht. Zahlreiche Mitochondrien und Ribosomen sind zu beobachten. Der Kern ist häufig vergrößert und hell. All das deutet auf eine hohe Aktivität innerhalb der sich differenzierenden Eizelle (Oocyte) hin. Als Folge des Größerwerdens der Oocyte kommt es dazu, dass diese sich nach außen gegen die umgebende Leibeshöhle (den Hämolymphraum) vorwölbt (Abb. 21). Schließlich ist die Oocyte fast ganz aus dem Verband der somatischen Zellen herausgetreten und wird oft nur noch von der extrazellulären Basallamina des somatischen Zellverbandes umhüllt. Mit anderen Worten, praktisch die gesamte Oocytenoberfläche ist der Hämolymphe zugewendet. Über diese Körperflüssigkeit werden nun (sehr wahrscheinlich) Vorstufen von Reservestoffen (Dotter = Vitellum) angeliefert, die die genannte Basallamina passieren können und über die Oocytenmembran in die wachsende Eizelle aufgenommen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

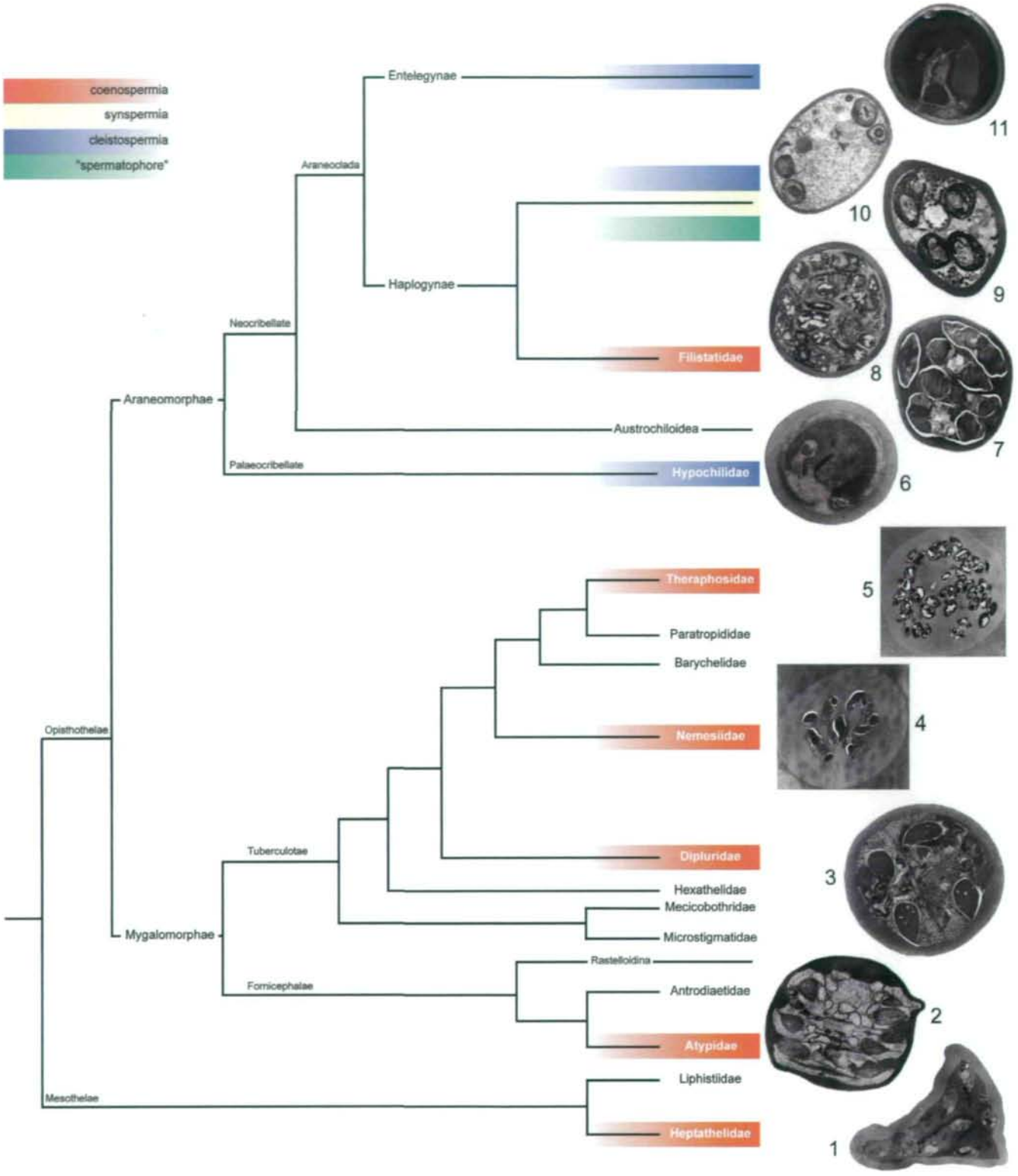


Abb. 18: Einordnung der verschiedenen Übertragungsformen von Spermien in das System der Spinnen (verändert nach Michalik et al., im Druck b). Die systematische Darstellung basiert auf Coddington & Levi (1991). Die Klassifizierung innerhalb der Mesothelae beruht auf Haupt (1983, 2003). Beachte, daß bei den Mesothelae und Mygalomorphae bisher nur Coenospermien gefunden wurden. Dieser Typ tritt innerhalb der Araneomorphae nur bei den Filistatidae auf. Araneomorphae zeigen darüber hinaus meist Cleistospermien und in einigen Gruppen der Haplogynae Synspermien. Sogenannte Spermatophoren wurden bisher nur bei den Telemidae beobachtet. **1**: *Heptathela kimurai yanbaruensis* (Heptathelidae); **2**: *Atypus affinis* (Atypidae); **3**: *Thelechoris striatipes* (Dipluridae); **4**: *Atmetochilus* sp. (Nemesiidae); **5**: *Aphonopelma californicum* (Theraphosidae); **6**: *Hypochilus pococki* (Hypochilidae); **7**: *Wandella orana* (Filistatidae); **8**: *Filistata insidiatrix* (Filistatidae); **9**: *Scytodes thoracica* (Scytodidae); **10**: *Pholcus phalangioides* (Pholcidae); **11**: *Metellina segmentata* (Tetragnathidae).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

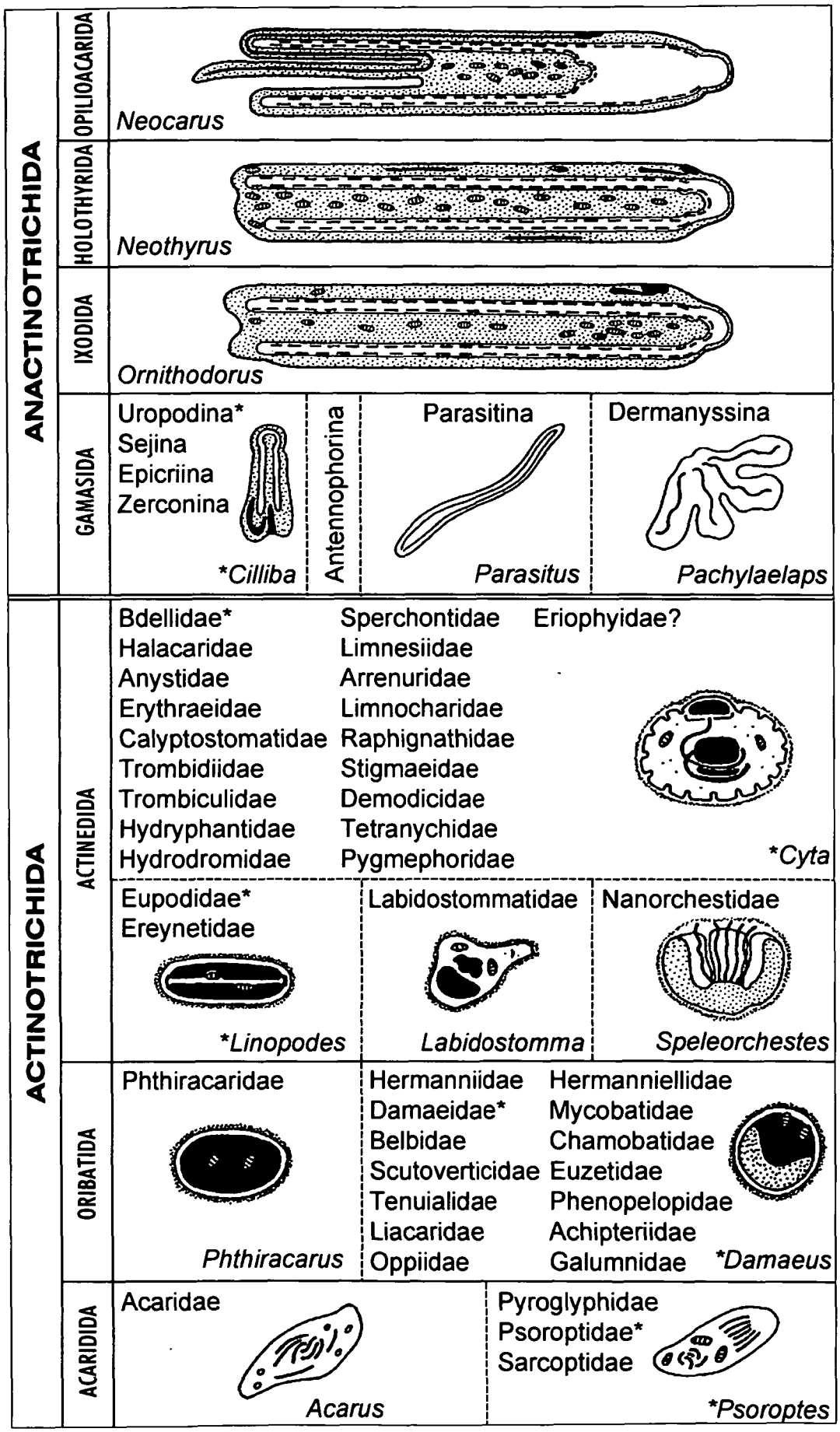


Abb. 19: Übersicht über die Spermienformen der Acari. Beachte die Vielfalt der immer aflagellaten Spermien und die deutliche Trennung in zwei Hauptgruppen: Anactinotrichida (mit Opilioacarida) und Actinotrichida, die sich durch die Spermienmorphologien belegen lässt (nach ALBERTI 2000).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

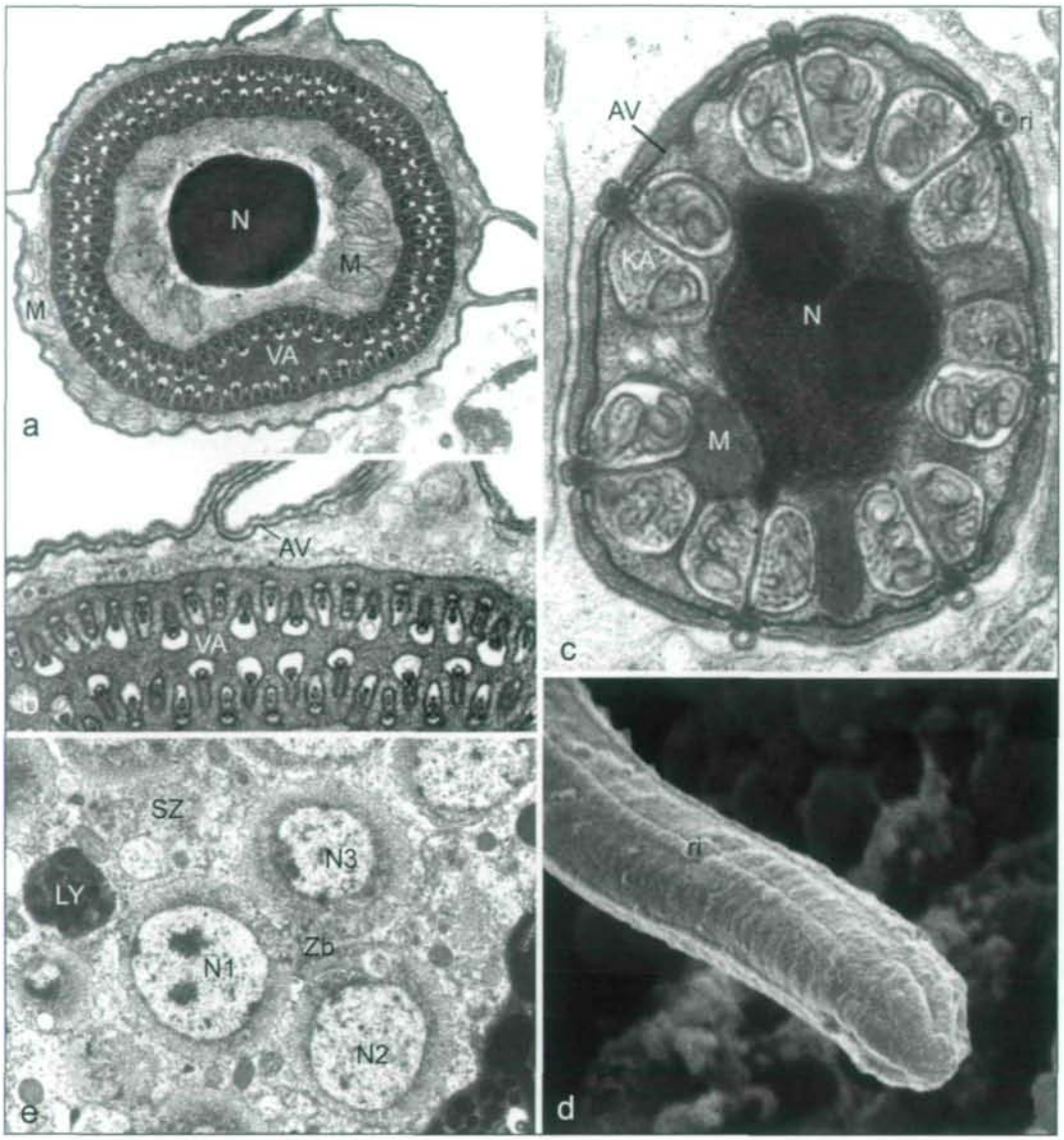


Abb. 20: Spermien von verschiedenen Milben (Acari) (vgl. Abb. 19). **a**: Querschnitt durch ein Vakuolenspermium von *Sejus togatus* (Sejina, Gamasida) (nach ALBERTI 1988). TEM: 14.600x. **b**: Detailvergrößerung aus a, welche die komplizierte Zellperipherie bzw. Vakuolenmembran mit quergeschnittenen Fortsätzen zeigt (nach ALBERTI & COONS 1999). TEM: 41.000x. **c**: Querschnitt durch ein Bänderspermium von *Parasitus berlesei* (Parasitina, Gamasida). Die Längsbänder werden gebildet von Längsrippen und Reihen von Kammern (nach ALBERTI 2000). TEM: 14.300x. **d**: Ansicht des Vorderendes eines Spermiums von *P. berlesei* (nach ALBERTI 1980b). REM 8050x. **e**: Weit entwickelte Spermatiden aus dem Hoden der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* (Actinedida, Tetranychidae). Beachte die extreme Vereinfachung (vgl. Abb. 11) (nach ALBERTI & STORCH 1976b). TEM: 9050x. **Abk.**: AV = Akrosomvakuole; LY = Lysosom; M = Mitochondrium; N = Zellkern; N1-N3 = Zellkerne der verbundenen Spermatiden; ri = Längsrippe; SZ = somatische Zelle; VA = Vakuolenlumen; Zb = Zellbrücke.

werden. Zu diesem Zweck ist die Oberfläche der Oocyte durch kleine Fortsätze, die Mikrovilli, stark vergrößert. Die Dottervorstufen werden sehr wahrscheinlich im Darmtrakt bzw. in der Mitteldarmdrüse und/oder dem Zwischengewebe (Fettkörper) gebildet. Mit dem Einsetzen der Bedotterung wächst die Oocyte weiter stark heran. Gleichzeitig beginnt sie aber, eine erste Eihülle abzuscheiden, die Vitellinmembran. Die erforderlichen Substanzen werden zunächst zwischen den Mikrovilli auf der Oocytenmembran abgelagert, so dass die Mikrovilli noch Kontakt zum Hämolymphraum behalten und die Versorgung der Oocyte von dort gewährleistet ist. Schließlich wird jedoch die Vitellinmembran fertig gestellt, d.h. geschlossen, und die Mikrovilli verschwinden. Während dieses Ablaufs war die Oocyte in dem Basallamina-Sack an der äußeren Oberfläche des Ovars aufgehängt (Abb. 21a, b, 22a). In der Region, in der der Kontakt zwischen Oocyte und Ovarwand ausgeprägt ist, sind die somatischen Zellen etwas verändert. Sie können einen Stiel bilden und sind wohl auch an der Bildung des Basallamina-Sackes beteiligt. Diese Umhüllung wird bei manchen Spinnentieren (z.B. Spinnen) während des Oocytenwachstums verdickt (Abb. 21b) und vielfach Follikel genannt. Entsprechend wird der angesprochene Stiel dann als Follikelstiel (auch Funiculus) bezeichnet. In dieser Follikelstielregion wird die Vitellinmembran zuletzt geschlossen. Nachdem das geschehen ist, gelangt das Ei sehr wahrscheinlich durch den Follikelstiel in das Ovarlumen und von dort in den Ovidukt. Diese Passage ist allerdings wohl noch nie beobachtet worden. Ganz selten sind Eizellen in histologischen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

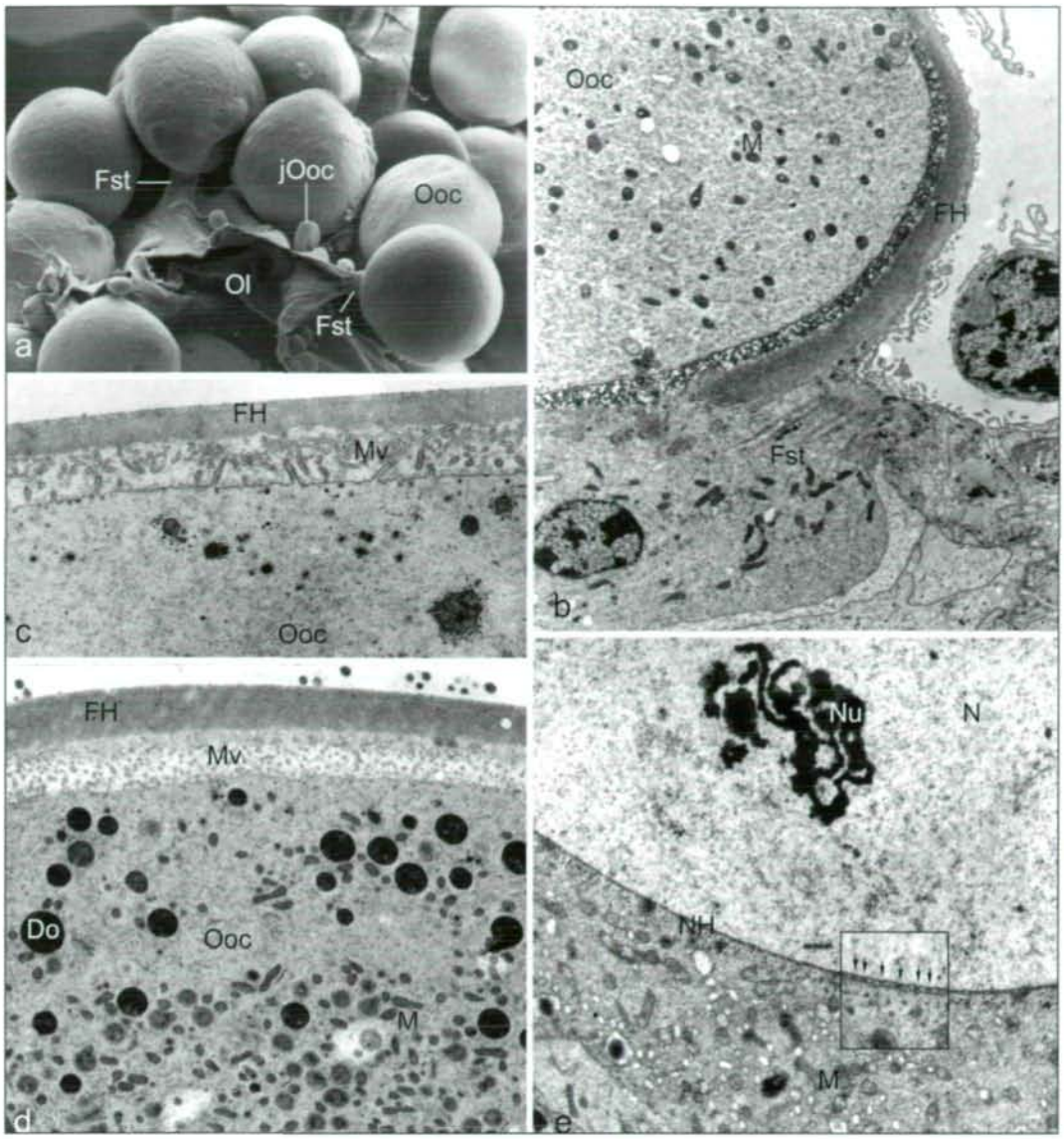


Abb. 21: Details aus dem Ovar von Spinnen (Fotos: G. Zeck-Kapp). a: Ansicht des tubulären Ovars der Winkelspinne *Tegenaria atrica* (Agelenidae). Die Oocyten sind mehr oder weniger weit entwickelt und treten auf der Ober- bzw. Außenfläche hervor. sie werden so fast vollständig von Hämolymphe umspült. REM: 35x. **b**: Schnitt durch eine junge Oocyte von *Selenocosmia* sp. (Theraphosidae), die schon einen Follikel gebildet hat. Beachte, dass die Follikelhülle aus extrazellulärem Material besteht, das die Basallamina verstärkt hat. TEM: 3100x. **c**: Peripherie einer jungen Oocyte des Dornfingers *Cheiracanthium punctorium* (Miturgidae) im Follikel. Zwischen den Mikrovilli wird die Vitellinmembran (= primäre Eihülle) abgelagert werden. Das Cytoplasma der Oocyte ist noch frei von Dotter. TEM: 13.600x. **d**: Etwas weiter entwickelte Oocyte der Bodentrichterspinne *Coelotes terrestris* (Agelenidae) mit ersten Dottereinschlüssen. Beachte auch die Vielzahl an Mitochondrien. TEM: 3100x. **e**: Kernregion einer jungen Oocyte der Herbstspinne *Metellina segmentata* (Tetragnathidae). Beachte den mit Ausnahme des Nucleolus hellen Zellkern sowie die zahlreichen Kernporen in der Kernhülle (Inset: Pfeile), die den Austausch zwischen Kern- und Zellplasma ermöglichen. Dieser Aspekt spricht für eine hohe Transkriptionsaktivität des Zellkerns und damit für eine hohe Syntheseleistung der Zelle. TEM: 2200x. **Abk.**: Do = Dottereinschluss; FH = Follikelhülle; Fst = Follikelstiel; M = Mitochondrium; Mv = Mikrovilli; N = Zellkern; Nu = Nucleolus (Kernkörperchen); Ooc = Oocyte; jOoc = junge Oocyte; Ol = Ovarlumen.

Schnitten im Follikelstiel gefunden worden (Alberti 1974). Was man allerdings regelmäßig bei älteren Ovarien findet, sind leere Follikel-Säcke, die dann stark geschrumpft sind und Zelltrümmer enthalten (Diehl et al. 1982; Alberti & Coons 1999, Di Palma & Alberti 2002). Sie wurden früher in Analogie zum Wirbeltier-Ovarium auch als Gelbkörper bezeichnet. Es ist aber eher unwahrscheinlich, dass sie Hormonproduzenten darstellen. Da die Follikelstiele bei der Präparation sehr leicht reißen, ist es vermutlich zu der Vorstellung gekommen, dass die Eizellen in den Hämolymphraum gelangen und von dort an einer unbekannten Stelle in den Ovidukt eindringen. Dieser Weg der Eizellen ist allerdings sehr unwahrscheinlich. Es muss aber zugegeben werden, dass die Kraft, die die Eizelle durch den Follikelstiel in das Ovarlumen treibt, ebenfalls oft nicht wirklich bekannt ist. Man hat z.B. angenommen, dass durch Erhöhung des Hämolymphdruckes die Eizellen aus den Follikeln gepresst würden. Es ist auch vorgeschlagen worden, dass diese Kraft durch eine Reorganisation der feinfibrillären Basallamina erzeugt werden könnte (Di Palma & Alberti 2002).

In den Ovidukten werden den Eiern z.T. unter Beteiligung akzessorischer Drüsen Sekrete aufgelagert, die eine weitere Eihülle bilden (Abb. 23).

Sonderformen, abgesehen von der Grobanatomie, und Sonderleistungen findet man bei Skorpionen, Pseudoskorpionen und manchen Milben. So entwickelt sich bei Skorpionen das befruchtete Ei im Ovar bzw. dem anschließendem Ovidukt (s.u.). Bei den meisten Pseudoskorpionen werden die

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

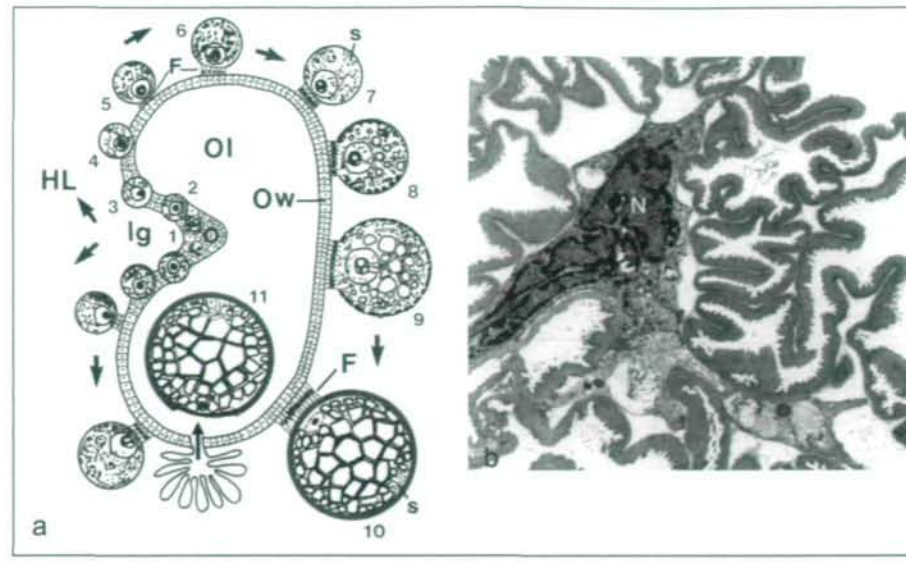


Abb. 22: Schematische Darstellung des Ovars einer Zecke (Acari, Ixodida) im Querschnitt (vgl. Abb. 21a). Man erkennt den tubulären Aufbau des Ovars und die Entwicklung der Eizellen (1–11). Am Ende der Entwicklung treten die Eizellen durch den Follikelstiel in das Ovarlumen ein. Die Follikelhülle bleibt als kollabierter Sack zurück. Das Ei wird in den Eileiter gleiten und dort bis zur Eiablage verwahrt (nach DIEHL et al. 1982). **b**: Leerer Follikel vom Holzbock *Ixodes ricinus*. Man sieht die stark gefaltete Follikelhülle sowie Zelltrümmer vermutlich der Follikelstielzellen (nach ALBERTI & COONS 1999). TEM: 2300x. **Abk.**: F = Follikelstiel; HL = Hämolymphraum; N = Zellkern; Ig = Längsrinne, von der aus die Oogenese in Pfeilrichtung fortschreitet; Ol = Ovarlumen; Ow = Ovarepithel; s = Symbionten.

Eier in einen Brutbehälter abgelegt, der vom Weibchen an der Unterseite des Körpers getragen wird und eine Sekretbildung aus großen Drüsen des Genitalatriums darstellt. Nach der Eiablage wandelt sich das Ovar in ein Nährsekret spendendes Organ um. Das Sekret wird in den Brutbehälter abgegeben und durchdringt die Eihülle. Die Embryonen werden also mit einer Art „Muttermilch" aufgezogen. Sie entwickeln in Anpassung darauf frühzeitig einen mächtigen Saugschlund (WEYGOLDT 1969b).

Bei einer Reihe von Milben differenziert sich das ursprünglich tubuläre Ovar in ein kompaktes Gebilde, das einen Keimteil und einen Nährteil besitzt. Vermutlich sind Keimzellen und Nährzellen Schwesterzellen, d.h. beide sind aus den Urgeschlechtszellen hervorgegangen. Das ist wenigstens

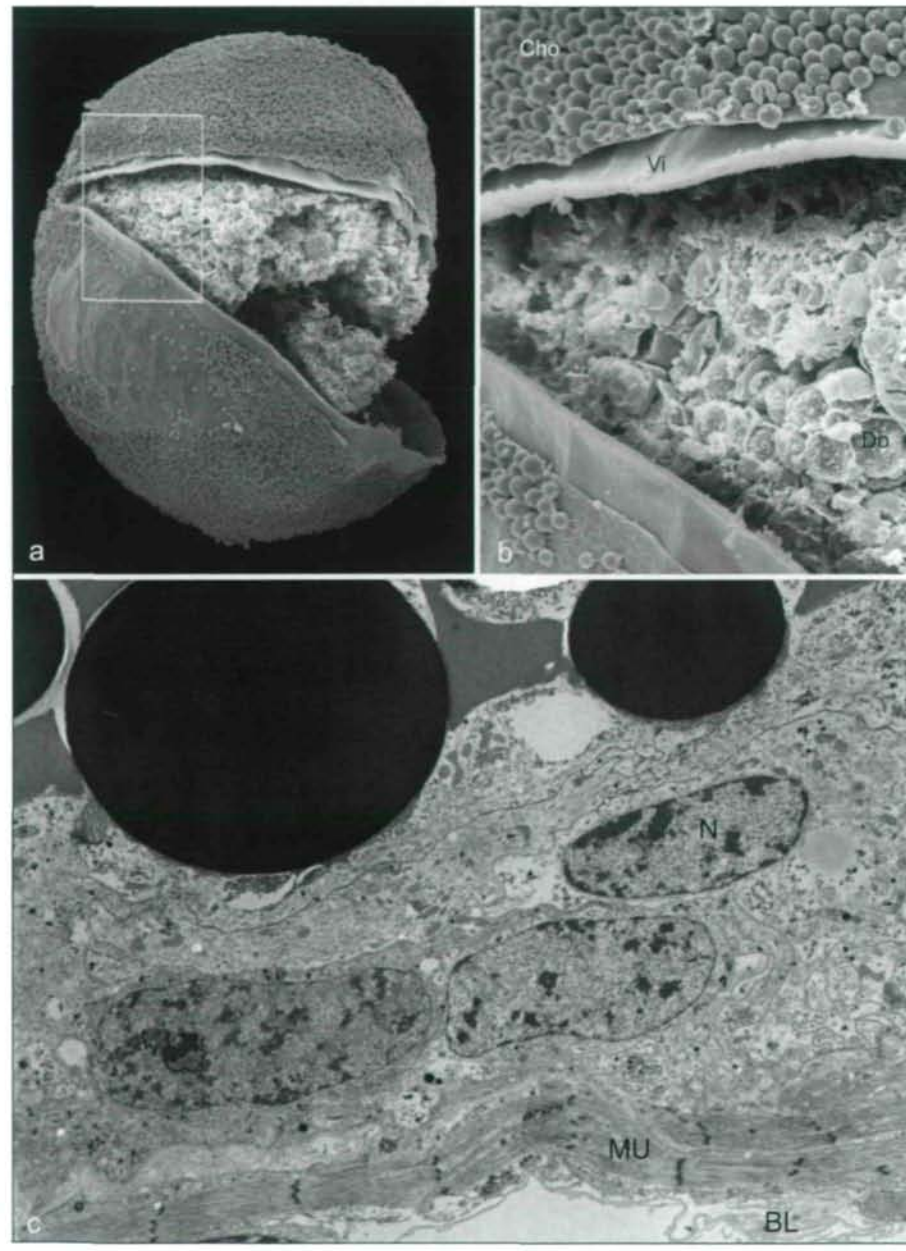


Abb. 23: Eiaufbau der Baldachinspinne *Linyphia triangularis* (Fotos a, b: G. ZECK-KAPP). **a**: Übersicht. Das Ei ist für diese Aufnahme angebrochen worden und zeigt einen Einblick in das dotterreiche Innere. Das Ei wird umhüllt durch die innen gelegene glatte Vitellinmembran sowie durch eine im Ovidukt gebildete, weitere Hülle (sogen. Chorion), die aus einer einheitlichen Grundmembran mit aufgelagerten Granula besteht. REM: 85x. **b**: Detail aus a. REM: 460x. **c**: Ausschnitt aus dem Ovidukt einer Spinne. Beachte die großen, dunklen Sekretgranula, die in einer homogenen Grundsubstanz schwimmen. Wahrscheinlich bauen diese beiden Komponenten das Chorion auf. TEM: 5380x. **Abk.**: BL = Basallamina; Cho = Chorion; Do = Dottereinschluss; MU = Muskelzelle; Vi = Vitellinmembran.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

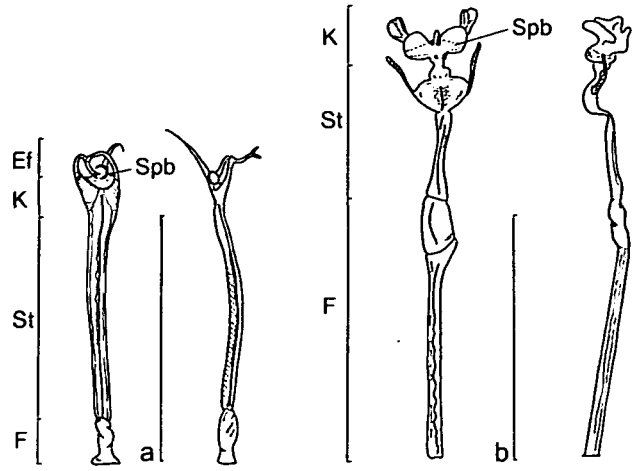


Abb. 24: Gestielte Spermatophoren verschiedener Arten von Schnabelmilben (Actinotrichida, Bdellidae) in der Ansicht von vorn und von der Seite. **a**: *Cyta latirostris*; **b**: *Biscirus silvaticus*; **c**: *Bdella septentrionalis* (vgl. Abb. 2b); **d**: *Bdella iconica*. Bei den Spermatophoren c und d befinden sich die Spermien im Endfaden (vgl. Abb. 36f). Das Köpfchen stellt hier einen Entnahmeapparat dar (nach ALBERTI 1974). Maßstab: 100 µm. **Abk.**: Ef = Endfaden; F = Fuß; K = Köpfchen; Spb = Spermienballen; St = Stiel.

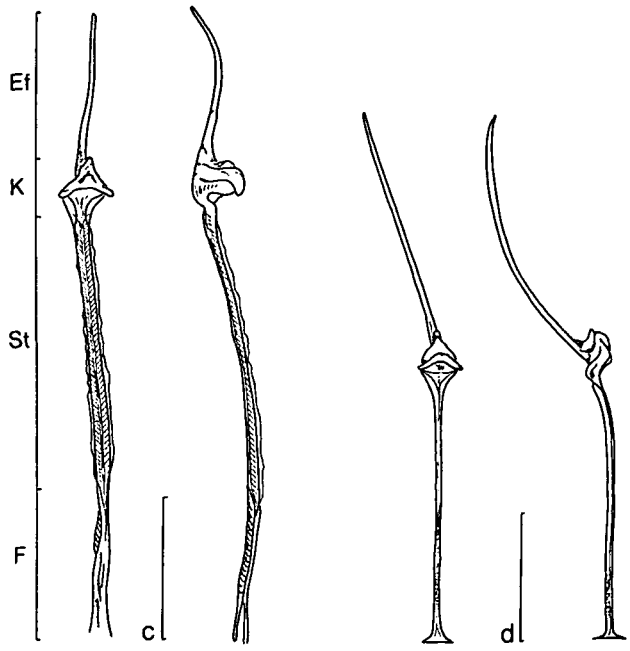
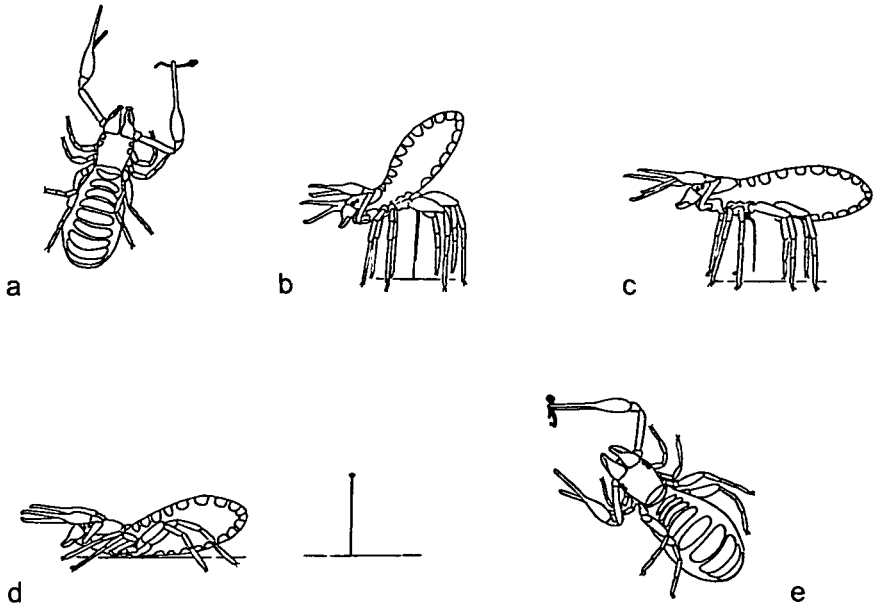


Abb. 25: Pseudoskorpione geben auch gestielte Spermatophoren ab. Hier werden Aktivitäten von *Chthonius tetrachelatus* gezeigt (nach WEYGOLDT 1969b). **a**: Ein Männchen stürzt eine Spermatophore um, bevor es eine neue absetzt. **b, c**: Spermatophorenabgabe. **d**: Das Männchen wischt nach der Abgabe seine Geschlechtsöffnung am Substrat ab. **e**: Ein Weibchen prüft eine Spermatophore mit den Palpenscheren.



für Tetranychiden sicher belegt (FEIERTAG-KOPPEN & PIJNACKER 1985). Im Falle der Gamasida (und zwar bei den Arctacarina, Parasitina, Dermanyssina), bei denen diese Gliederung ebenfalls festgestellt wurde, ist die Entwicklung noch nicht untersucht worden. Hier stellt der Nährteil ein Syncytium (vielkerniger Cytoplasmakörper) dar. Er ist besonders bei den Dermanyssina groß und seitlich in zwei Lappen ausgezogen (lyriformes Organ; MICHAEL 1892; ALBERTI & ZECK-KAPP 1986, ALBERTI & HÄNEL 1986, ALBERTI et al. 1999a, b, 2000, DI PALMA & ALBERTI 2002, ALBERTI & KRANTZ im Druck). Über z.T. recht lange Zellverbindungen stehen die Oocyten mit dem Nährteil in Verbindung und werden von diesem mit Organellen ausgestattet. Bei dieser Gruppe sind demnach Verhältnisse entstanden wie bei manchen Insekten (meroistisch telotrophe Ovariolen z.B. von Wanzen).

3 Akzessorische Organe und Strukturen

3.1 Organe und Strukturen der Spermienübertragung des Männchens

3.1.1 Spermatophoren

Die indirekte Spermatophorenübertragung mit gestielten Spermatophoren ist vermutlich vor oder mit der Eroberung des Landes als Lebensraum sehr früh bei den ersten Arachniden entstanden (SCHALLER 1979). Diese Sekretbildungen sind z.T. sehr kompliziert gebaut, wie man aus zahlreichen lichtmikroskopischen Untersuchungen weiß. Solche komplizierten Bildungen werden z.B. generell von Skorpionen (ANGERMANN 1957), Uropygi und Amblypygi (WEYGOLDT 1972, 2000) abgesetzt (Abb. 3, 4). Dagegen kann man innerhalb der Pseudoskorpione und der actinotrichen Milben unterschiedlich komplizierte Spermatophorentypen unterscheiden. Ein besonders einfach gestalteter Typ, der durch ein kugelförmiges Spermatröpfchen auf einem Sekretstiel repräsentiert wird, wird Tröpfchenspermatophore genannt und vielfach als besonders ursprünglich angesehen (Abb. 24, 25). Dieser Typ kommt z.B. bei den Arten der Gattungen *Chthonius* und *Neobisium* innerhalb der Pseudoskorpione vor (WEYGOLDT 1969b). Bei manchen Milben (viele Actinedida) sowie

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

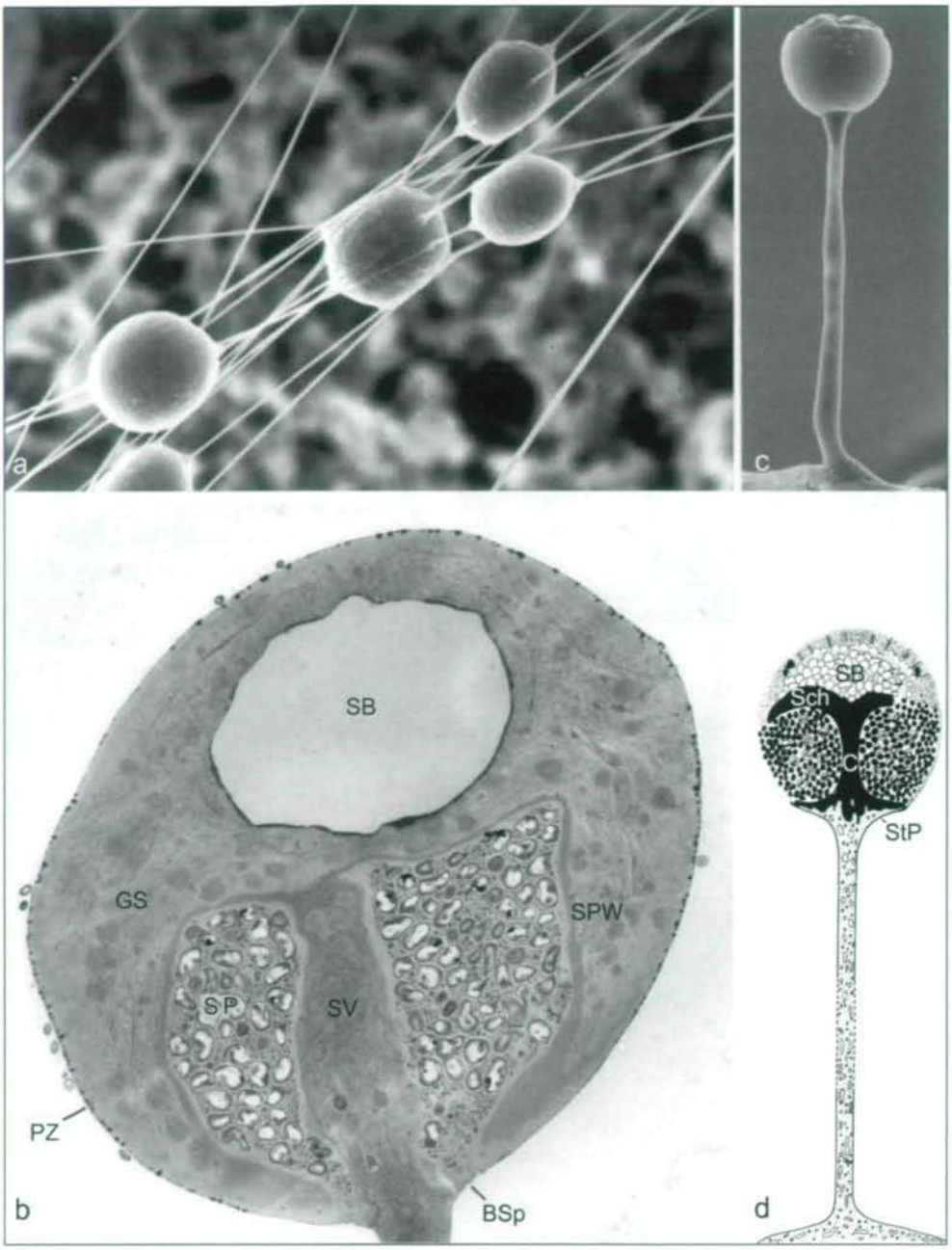


Abb. 26: Spermatophoren von actinotrichen Milben. **a**: *Linopodes*-Arten (Actinedida, Eupodidae) produzieren Spinnfäden, auf die sie kleine Spermatropfen setzen (nach EHRNSBERGER 1988). REM: 1300x. **b–d**: Gestielte Tröpfchenspermatophoren von Moosmilben (Oribatida) (nach FERNANDEZ et al. 1991). **b**: Spermatophorenköpfchen von *Achipteria quadridentata* (Oribatida). Bei dieser Art sind die Spermienpakete bis auf einen feinen basalen Spalt vollständig von Sekret umschlossen. TEM: 2600x. **c**: *Hermannia gibba* (Oribatida). REM: 330x. **d**: Zeichnung eines Längsschnittes der Spermatophore von *H. gibba*. Beachte den komplizierten Köpfchenaufbau, der die Spermien allerdings seitlich weitgehend ungeschützt lässt.
Abk.: BSp = Basalspalt; GS = Grundsubstanz; PZ = periphere Begrenzungsschicht; SB = Sekretblase; SP = Spermienpaket; SPW = Wand des Spermienpakets; SV = Stielverlängerung

bei vielen Oribatiden kann man ihn ebenfalls beobachten (ALBERTI 1974, ALBERTI et al. 1991; WITTE 1991). Sogar innerhalb enger systematischer Gruppen kann man verschiedene Komplikationsgrade bzw. Ausformungen unterscheiden, so dass diese Gebilde wahrscheinlich artspezifisch sind (z.B. Bdelliden, Abb. 24; ALBERTI 1974). Nur selten sind diese gestielten Spermatophoren feinstrukturell untersucht worden. Es stellte sich heraus, dass der Tröpfchentyp gar nicht so einfach gebaut ist, wie es scheint. Vergleichende Untersuchungen dieser Spermatophoren z.B. bei prostigmaten Milben der Gruppe Parasitengona zeigten schon lichtmikroskopisch einen Aufbau des spermahaltigen Köpfchens aus verschiedenen Komponenten (WITTE 1991). Die Köpfchen der Oribatiden-Spermatophoren sind ebenfalls sehr differenziert und taxonspezifisch gestaltet (KÜMMEL 1982, KÜMMEL & DOBNER 1986; FERNANDEZ et al. 1991). So muss die Interpretation dieses Spermatophorentyps als „primitiv" mit großer Vorsicht vollzogen werden (Abb. 26b–d).

Die an der Spermatophorenbildung mitwirkenden Strukturen sind bei den einzelnen Gruppen unterschiedlich vielgestaltig. Häufig ist bereits das Hodensekret an der Spermatophorenbildung beteiligt. Dazu tre-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Abb. 27: Ein Pärchen der Raubmilbenart *Pergamasus crassipes* (Anactinotrichida, Parasitina) bei der Paarung. Das Männchen umgreift das vierte Beinpaar des Weibchens mit seinem zu mächtigen Greiforganen umgewandelten zweiten Beinpaar und überträgt (hier nicht sichtbar) eine sackförmige Spermatophore mit Hilfe seiner umgebildeten Cheliceren, nachdem es zuvor die Geschlechtsöffnung bzw. das Receptaculum seminis des Weibchens mit den Mundwerkzeugen geprüft hat (nach ALBERTI & COONS 1999). REM: 60x.

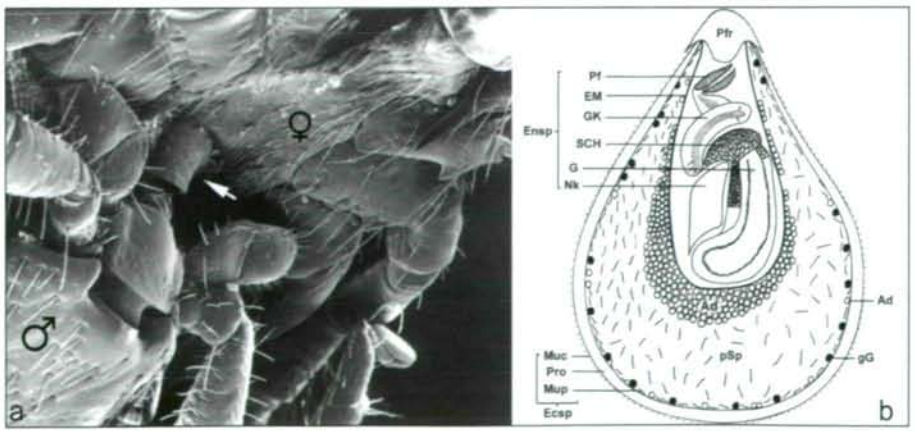
ten Sekrete der Vasa deferentia und der verschiedensten Anhangsdrüsen. Grundsätzlich scheint es so zu sein, dass der Sekretstiel im Zuge des Absetzens der Spermatophore gebildet wird, während der eigentliche Spermabehälter mehr oder weniger im distalen Abschnitt des männlichen Genitaltraktes geformt wird. Hierbei sind spezielle Gussformen entwickelt, die die taxontypische Ausformung des Spermienbehälters ermöglichen (MORITZ 1993; ALBERTI & COONS 1999; WEYGOLDT 2000). Bei manchen Arten wird dieser Apparat bei der Fertigstellung der Spermatophore ausgestülpt. Solche Strukturen hat man früher auch als Penisbildungen gedeutet und sie so bezeichnet. Sie sollten besser als Spermatopositor gekennzeichnet werden (HAMMEN 1980).

Neben gestielten Spermatophoren gibt es bei den actinotrichen Milben auch die Möglichkeit, dass Spermatropfen auf Spinnfäden aufgebracht werden. Dieses an Spinnen erinnernde Verhalten wurde bei prostigmaten Milben aus der Gruppe der Rhagidiidae und Linopodidae beobachtet (Abb. 26a; EHRNSBERGER 1988).

Bei anactinotrichen Milben hat man bisher keine gestielten Spermatophoren gefunden sondern ausschließlich sackförmige Sekretbehälter, die mit Hilfe der Mundwerkzeuge im Zuge einer aufwendigen Paarung in der Nähe oder auch in die weibliche Geschlechtsöffnung platziert werden (Abb. 27, 28a; z.B. FAASCH 1967; FELDMAN-MUHSAM 1986; COONS & ALBERTI 1999; s.u.). Derartige Spermatophoren hat man bei Zecken untersucht und ebenfalls einen erstaunlich hohen Komplikationsgrad gefunden (Abb. 28b). Grundsätzlich bestehen diese Bildungen aus einem inneren Teil, der in das Weibchen gelangt (Endospermatophore) und einem äußeren (Ektospermatophore), der außerhalb des Weibchens bleibt und nach vollzogener Spermaübertragung abfällt. Letztere erfolgt merkwürdigerweise dadurch, dass die Endospermatophore sich schlauchförmig ausstülpt und in die weibliche Geschlechtsöffnung eindringt. Dabei soll eine Gasentwicklung in der Ektospermatophore die treibende Kraft für das Ausstülpen der Endospermatophore sein. Die Bedeutung mancher Strukturen ist noch völlig unbekannt. Eigenartig ist auch das Vorhandensein von hefeähnlichen Symbionten (*Adlerocystis*; FELDMAN-MUHSAM 1991).

Sehr eigenartig ist das Vorhandensein von holokrinen Drüsen bei den Uropygi und Amblypygi, deren Sekret, welches am Aufbau der Spermatophoren beteiligt ist, aus degenerierenden Zellen gebildet wird, die in Zysten-ähnlichen Gruppen entstehen. Es ist vorgeschlagen worden, dass diese Drüsen umgewandelte Teile der Hodenanlage darstellen (ALBERTI 1991a, im Druck; s.u.).

Abb. 28: Spermatophorenübertragung bei Zecken (Anactinotrichida, Ixodida). **a**: Bei den anactinotrichen Milben wurde bisher nur eine direkte Spermatophorenübertragung beobachtet, wobei immer die Mundwerkzeuge des Männchens eingesetzt werden. Hier prüft das Männchen des Holzbockes *Ixodes ricinus* die Geschlechtsöffnung (Pfeil) des Weibchens (nach COONS & ALBERTI 1999). REM: 50x. **b**: Die Spermatophoren von Zecken sind sackförmig und besitzen einen hochkomplizierten Aufbau. Hier wird die Spermatophore einer Schildzecke (Ixodidae) schematisch gezeigt (nach FELDMAN-MUHSAM & BORUT 1984). **Abk.**: Ad = *Adlerocystis*-Symbionten; Ecsp = Ectospermatophore; EM = Endospermatophorenmembran; Ensp = Endospermatophore; G = Gefäß; gG = große Granula; GK = Granulakörper; Muc = Mucinschicht; Mup = Mucopolysaccharidschicht; NK = Nebenkörper; Pf = Pfeil; Pfr = Pfropf; Pro = Proteinschicht; pSp = Spermien vor der Kapazitation (sogen. Prospermien); SCH = Schwamm.



© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

3.1.2 Übertragungsorgane: Gonopoden

Viele Arachniden-Männchen haben Extremitäten zu Übertragungsorganen umgewandelt, die man als Gonopoden bezeichnen kann. Am bekanntesten sind die echten Spinnen (Araneae), bei denen die Männchen das Sperma immer mit Hilfe eines z.T. sehr komplizierten Organs, das an jedem der beiden Taster (Pedipalpus = Palpus) ausgebildet ist, übertragen. Aber auch andere Extremitäten werden zum Zwecke der Spermaübertragung eingesetzt. Bei den Walzenspinnen (Solifugae) und vielen anactinotrichen Milben (Abb. 2c) werden die Cheliceren dazu benutzt; diese sind z.T. mit komplizierten oder sogar bizarren Strukturen ausgestattet, deren Funktion weitgehend im Dunkeln liegt. Die Männchen der Kapuzenspinnen (Ricinulei) haben ihr drittes Beinpaar zu Gonopoden umgewandelt und mit komplizierten Fortsätzen ausgestattet (Abb. 29). Dieses Organ wird an die Geschlechtsöffnung gebracht und mit Sperma beladen. Es funktioniert vermutlich ähnlich wie das Palpenorgan der Spinnen und besitzt entsprechende, der Verankerung und der Spermaübertragung dienende, aber natürlich konvergent entstandene Strukturen (z.B. Apophysen, Embolus, Conductor; MORITZ 1993). Auch manche actinotriche Milben aus der Gruppe der Süßwassermilben (Hydrachnidia) benutzen dieses Beinpaar zur Übertragung von Spermatophoren (Pionidae) (Abb. 36d; LEIMANN 1991).

Besonders kompliziert sind die Palpenorgane (= Bulben) der echten Spinnen, auf die hier etwas näher eingegangen werden soll.

Grundsätzlich unterscheidet man zwei Haupttypen: einen einfachen, birnenförmigen (pyriformen) Bulbus und einen komplizierten, in sich gegliederten Typus. Beide enthalten einen gewundenen Schlauch (Spermophor), der an der Spitze des Gebildes ausmündet und das Sperma enthält. Der birnenförmige Typ ist in sich relativ starr, während der gegliederte Typ in sich beweglich ist, was durch das Zusammenwirken von festen Kutikulaplatten (Skleriten) und weichhäutigen, dehnbaren Kutikulamembranen (Hämatodochen) möglich wird. Wie die Spermien in den Spermophor gelangen war lange rätselhaft, da die männliche Geschlechtsöffnung wie bei allen Spinnentieren an der Basis des Hinterleibes, des Opisthosomas liegt. Seit geraumer Zeit weiß man aber, dass die Männchen kurz nach ihrer letzten Häutung, nach der sie geschlechtsreif sind, ein kleines Netz spinnen, das Spermanetz, auf welches sie den Spermatropfen absetzen, um ihn dann mit dem Palpenorgan aufzunehmen. Welche Kraft dabei das Eindringen der Spermaflüssigkeit in den Spermophor ermöglicht, war nun wiederum unklar. Das Palpenorgan ist frei von Muskulatur, so dass ein aktives Einsaugen mit Hilfe eines durch Muskelwirkung erzeugten Unterdruckes als unwahrscheinlich angesehen wird. Es werden folgende Hypothesen angeboten: 1. Aufnahme der Spermaflüssigkeit aufgrund von Kapillarkräften (FOELIX 1996) oder 2. Einsaugen der Spermaflüssigkeit infolge eines Unterdruckes, der im Spermophor durch Resorption einer Flüssigkeit, die den Spermophor primär füllt, erzeugt wird (KRAUS 1984). Aber nicht nur die Spermaaufnahme in das Palpenorgan ist ein Problem, auch das Austreiben des Spermas im Zuge der Begattung muss bewerkstelligt werden. Hierbei sind nach KRAUS (1984) zwei grundlegend verschiedene Mechanis-

Abb. 29: Endglieder des dritten Beines eines Männchens der Kapuzenspinne *Pseudocellus pearsi* (Ricinulei). Das Bein ist im Bereich der basalen Fußglieder zu einem Gonopod umgewandelt, mit dem das Sperma übertragen wird (Foto: G. TALARICO). REM: 130x. **Abk.**: Co = Conductor; Em = Embolus; Lc = Apophyse des 2. Tarsalgliedes; Mt = Metatarsus; T1-T4 = Tarsalglieder 1-4; Tkl = Tarsalklaue.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

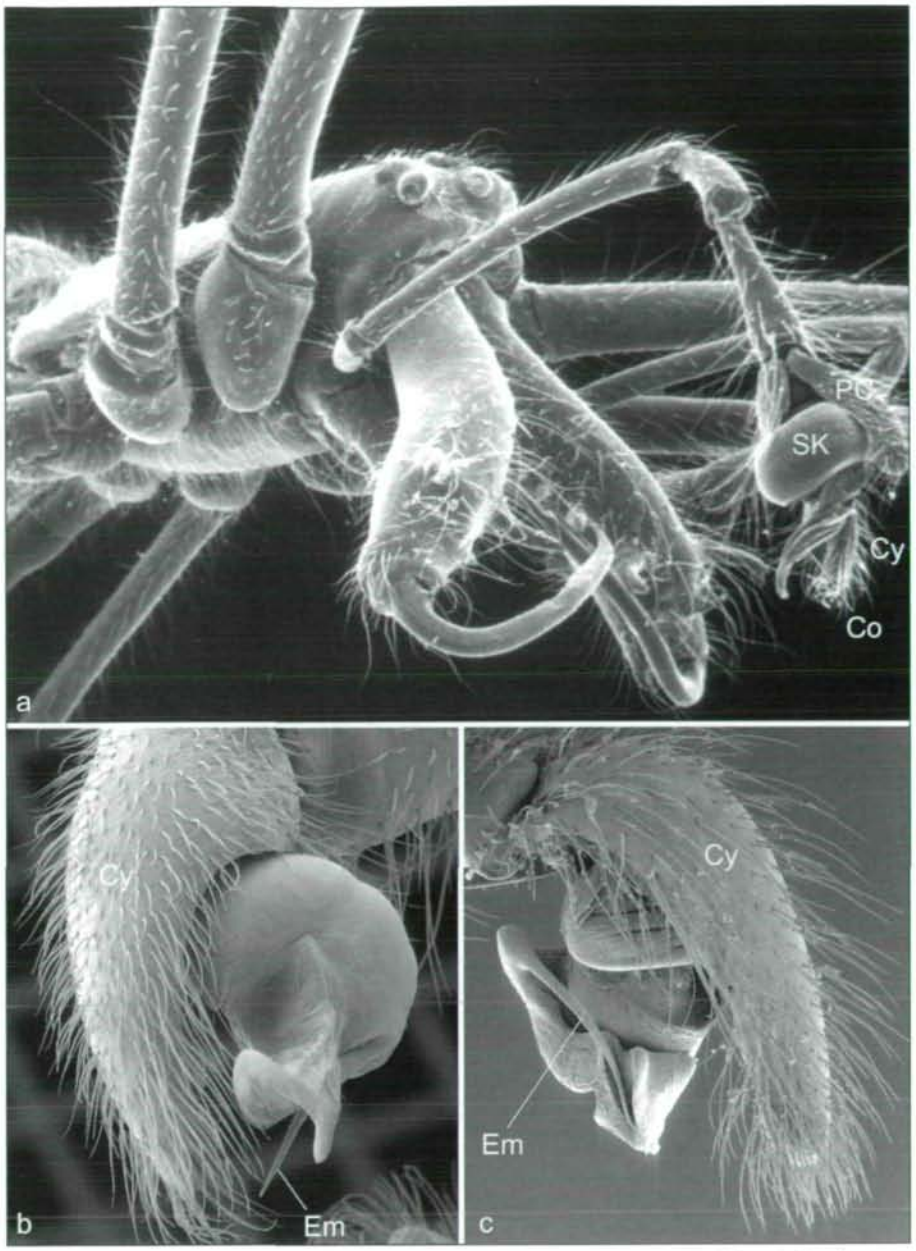


Abb. 30: Die Spinnenmännchen besitzen alle zu Gonopoden umgewandelte Pedipalpen. Das eigentliche Begattungsorgan, der Bulbus, zeigt arttypische Merkmale und ist daher für die Determination sehr wichtig. **a**: Die Streckerspinne *Tetragnatha montana* (Tetragnathidae) weist Palpenorgane (Bulbi) vom hydraulischen Typ auf, die allerdings etwas vereinfacht sind. Hier kann man den rechten Palpus mit dem Bulbus erkennen. Beachte auch die mächtigen, dornenbewehrten Cheliceren, mit denen das Männchen die Cheliceren des Weibchens während der Paarung umklammert und so immobilisiert. REM 35x. **b**: Die mygalomorphen Spinnen besitzen einfache kapselförmige Bulben vom drüsigen Typ. Hier ist der Bulbus der Tapezierspinne *Atypus affinis* (Atypidae) zu sehen. An der Spitze des Embolus liegt die Austrittsöffnung für die Spermien. REM: 60x. **c**: Der Bulbus der entelegynen Spinnen ist meist sehr kompliziert in harte Strukturen (Sklerite, Apophysen) und flexiblere Bereiche (Hämatodochen) gegliedert, so dass er durch Steigerung des Binnendruckes entfaltet werden kann. Hier ist der teilweise expandierte Bulbus der Bodentrichterspinne *Coelotes terrestris* (Agelenidae) zu sehen. REM: 45x. **Abk.**: Co = Conductor; Cy = Cymbium; Em = Embolus; PC = Paracymbium; SK = Spermophorkapsel (enthält den Samenschlauch = Spermophor).

men wirksam, die z.T. auch gemeinsam wirken können: 1. Beim drüsigen (= glandulären) Typ werden die Spermien mit Hilfe eines Drüsensekretes aus dem Spermophor gespült. Dieser Mechanismus wird für den birnenförmigen Bulbustyp angenommen. 2. Für den komplizierteren, gegliederten Bulbus (= hydraulischen Typ) wird ein hydraulischer Mechanismus angenommen. Hierbei wird durch Erhöhung des Binnendruckes durch Einpressen von Körperflüssigkeit in den Bulbus der Spermophor zusammengepresst und auf diese Weise die Samenflüssigkeit heraus gedrückt. Während man früher glaubte, der einfache Bulbustyp wäre der ursprüngliche, glaubt man heute, dass der gegliederte Typ schon die Ausgangssituation für die Bulbenevolution innerhalb der Spinnen darstellt. Dies wird v.a. damit begründet, dass die als am ursprünglichsten angesehenen Gliederspinnen (Mesothelae) bereits diesen Typ besitzen (KRAUS 1978). Nach heutiger Ansicht ist der birnenförmige Typ also abgeleitet und vermutlich sogar mehrfach konvergent entstanden (SCHULT 1983a, b; KRAUS 1984). Es wird heute weiter angenommen, dass diese komplizierten Bulben, die in entsprechend komplizierte weibliche Strukturen greifen, entwickelt wurden, um eine erfolgreiche Spermaübertragung zu sichern. Diese wie Schlüssel und Schloss ineinander passenden Bildungen sind also nicht als Strukturen zu deuten, die der Arterkennung dienen bzw. eine Verpaarung zwischen verschiedenen Arten verhindern sollen, wie man früher dachte.

An den beiden Bulbentypen (Abb. 30) ist zu erkennen, dass der gegliederte Typ durch eine Erhöhung des Hämolymphdruckes weichhäutige Bezirke (Hämatodochen) entfalten kann, wodurch komplizierte Formveränderungen während der Begattung möglich und die festeren Teile (Apophysen, Sklerite, Embolus) auf- und in definierter Weise ausgerichtet werden. Auf diese Weise wird der Bulbus an und in den entsprechenden weiblichen Strukturen verankert und die Ausmündung des Spermophors an der Spitze des Embolus in die korrekte Position gebracht. Der Embolus kann in manchen Fällen extrem verlängert und ausgezogen sein, so dass er nicht mehr aus dem Weibchen zurückgezogen werden kann; derartige Männchen können im Extremfall also nur

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

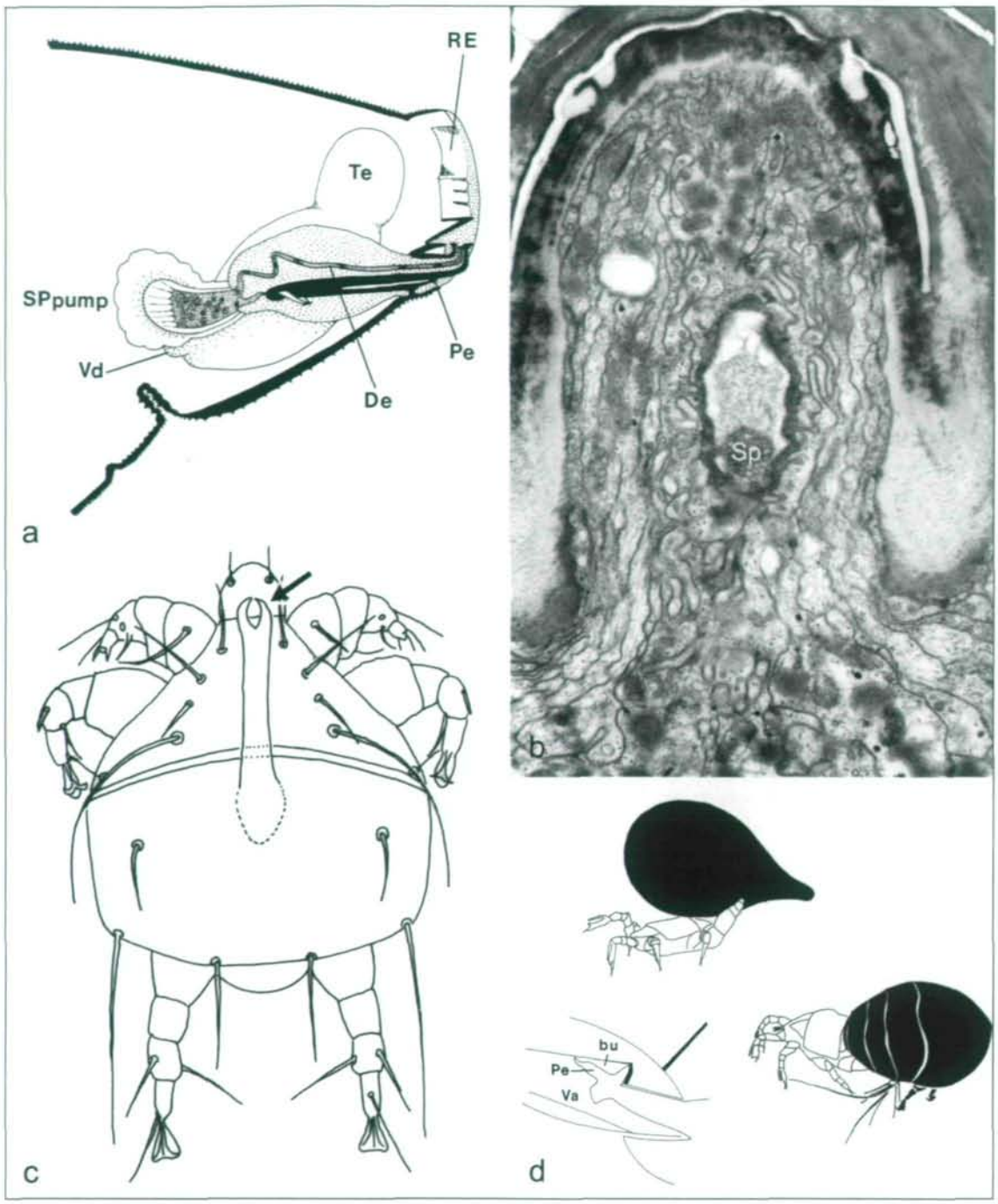


Abb. 31: Die Spermaübertragung mit Hilfe eines Penis findet man außerhalb der Weberknechte (Abb. 2d, 39) nur noch bei einer Reihe von actinotrichen Milben, die diesen Übertragungstyp konvergent entwickelt haben. **a**: Schematischer Längsschnitt durch den Hinterkörper eines Männchens der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* (Actinedida, Tetranychidae) mit Darstellung der Geschlechtsorgane. Der Penis ist eine hakenförmig endende Kutikularöhre, durch die das Sperma mittels einer muskulösen Spermapumpe hindurchgepresst wird (nach Alberti & Storch 1976b). **b**: Querschnitt durch den Endbereich des Penis von *T. urticae*. Im Ductus ejaculatorius ist ein Spermium tangential getroffen worden (vgl. Abb. 11, 20e) (nach Alberti & Coons 1999). TEM: 3180x. **c**: Ein Männchen von *Locustacarus trachealis* (Actinedida, Podapolipidae). Diese Tiere leben unter den Elytren von Käfern und übertragen die Spermien mit Hilfe eines auf dem Rücken liegenden nach vorn gerichteten speerartigen Penis in kopulationsfähige, weibliche Larven (Pfeil: Penisspitze; nach Husband & Sinha 1970). **d**: Männchen von *Imparipes histricinus* (Actinedida, Scutacaridae) sichern sich weibliche, immobile Larven, indem sie sie mit den Hinterbeinen greifen und mit sich herumtragen. Nach der Häutung zum kopulierfähigen Weibchen wird mit Hilfe des ankerförmigen Penis die Spermaübertragung vollzogen (nach Ebermann 1982). **Abk.**: bu = Bursa copulatrix; De = Ductus ejaculatorius; Pe = Penis; RE = Rectum; Sp = Spermium; SPpump = Spermienpumpe; Te = Hoden; Va = Vagina; Vd = Vas deferens.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

zweimal kopulieren, nämlich mit jedem Palpenorgan einmal. Weitere Besonderheiten und Details werden im Beitrag KNOFLACH in diesem Band dargestellt (s. z.B. auch HELVERSEN 1976; KNOFLACH 2002).

Ein anderes Beispiel für sehr eigenartige Gonopoden stellen manche anactinotriche Milben aus der Gruppe der Gamasida (ALBERTI & COONS 1999). Bei den Parasitina besitzen die beweglichen Finger der Cheliceren ein schlitzförmiges Fenster, durch das ein Fortsatz einer sackförmigen Spermatophore gefädelt wird. Nun bugsiert das Männchen die Spermatophore im Zuge einer Kopulation in die weibliche Geschlechtsöffnung. Noch merkwürdiger sind die Verhältnisse bei der großen Gruppe der Dermanyssina. Hier trägt der bewegliche Finger einen arttypisch gestalteten Fortsatz, den Spermatodactylus, mit dessen Hilfe eine sackförmige Spermatophore den Weibchen in spezielle Kopulationsporen transferiert wird. Auch hier sind die zugrunde liegenden Mechanismen noch wenig erforscht. Eigenartigerweise ist ein ähnliches System auch bei Vertretern der Heterozerconina gefunden worden, einer anderen Gruppe der Gamasida. Hier sitzt der Spermatodactylus jedoch am unbeweglichen Chelicerenfinger und auch die entsprechenden weiblichen Strukturen sind verschieden von denen der Dermanyssina. Dieses System der Heterozerconina ist sehr wahrscheinlich konvergent entstanden (ALBERTI 2002a, b, ALBERTI et al. im Druck; GERDEMAN im Druck).

3.1.3 Übertragungsorgane: Penisbildungen

Penisbildungen und direkte Spermaübertragung kommen bei allen Opiliones (Abb. 2c) vor, wobei einschränkend bemerkt werden muss, dass das Fortpflanzungsverhalten der Zwergweberknechte (Cyphophthalmi) nicht bekannt ist. Diese besitzen einen von dem anderer Opiliones abweichend gestalteten Penis, so dass derzeit nicht ausgeschlossen werden kann, dass diese Tiere auch Spermatophoren produzieren könnten und der Penis in Wirklichkeit ein Spermatopositor ist (s.o.). In diesem Zusammenhang sei auch an die merkwürdigen dimorphen Spermien erinnert, die den Cyphophthalmi ebenfalls eine Sonderstellung zuweisen (s.o.). Die Penisbildungen der Opiliones sind prinzipiell handschuhfingerartig ausstülpbare Röhren, mit deren Hilfe die Spermien den Weibchen im Zuge einer Paarung in die weibliche Geschlechtsöffnung und zwar in paarige Receptacula seminis (s.u.) appliziert werden (MARTENS 1978; MORITZ 1993).

Sehr wahrscheinlich aus Spermatopositoren ableitbar sind die Penisbildungen, die bei verschiedenen actinotrichen Milben sicher konvergent entwickelt wurden. Das Vorhandensein solcher Übertragungsorgane ist vielfach mit der Ausbildung besonderer Kopulationsporen korreliert. Folgende Milbengruppen besitzen Penisbildungen: unter den Actinedida die Spinnmilben (Tetranychidae) und verwandte Gruppen und viele Tarsonemina sowie alle Acaridida (= Astigmata). Die Feinstruktur dieser Bildungen ist wenig bekannt. Bei den Tetranychiden (Spinnmilben) handelt es sich um ein einfaches Rohr, das arttypisch geformt ist. Die Spermien werden mit einer kräftigen Muskulatur aus einem besonderen Behälter durch dieses Rohr gepresst (Abb. 31; ALBERTI & STORCH 1976b). Noch komplizierter ist der Penisapparat mancher Acaridida (z.B. POPP 1967; WALZL 1991). Der Übertragungsapparat der Tarsonemina ist nur wenig im Detail bekannt (z.B. EBERMANN 1982; LINDQUIST 1986). Als Besonderheit sei darauf verwiesen, dass in dieser Verwandtschaftsgruppe Arten vorkommen, die in Anpassung an ihre besonderen Lebensumstände den Penis auf dem Rücken und nach vorn gerichtet ausbilden (z.B. HUSBAND & SINHA 1970; REGENFUß 1973). Immer ist dieser Übertragungsmechanismus natürlich mit einem Paarungsverhalten korreliert, dass z.T. sehr bizarr sein kann (EBERMANN 1982; EVANS 1992, ALBERTI & COONS 1999; WALTER & PROCTOR 1999).

3.1.4 Haftstrukturen

Wie schon weiter oben bemerkt wurde, ist eine Hauptfunktion der komplizierten, gegliederten (hydraulischen) Palpenorgane der Spinnen die Verankerung der männlichen Übertragungsorgane in den weiblichen Empfangsorganen und damit die Sicherung der Spermaübertragung. Solche Mechanismen sind auch bei einigen anderen Arachnidengruppen zu finden, aber nicht so gut untersucht. Bei den Schizomida

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

klinkt sich das Weibchen mit seinen Cheliceren in einen eigenartigen, knopfartigen Fortsatz am Hinterkörper des Männchens ein und folgt diesem in einem Tandemlauf einige Zeit bis schließlich das Männchen eine Spermatophore absetzt, die dann von dem Weibchen aufgenommen wird. Auch die z.T. sehr auffälligen Fortsätze an den Cheliceren der Solifugen könnten eine Rolle in diesem Sinne spielen. Ihre Funktion ist jedoch kaum bekannt (MORITZ 1993). Bei Oribatiden, die meist eine indirekte Spermatophorenübertragung ohne Paarbildung zeigen, kommt letztere ausnahmsweise doch vor. So findet z.B. bei *Collohmannia gigantea* ein Tandemlauf statt, bei dem das kleinere Männchen dem Weibchen folgt, an dessen Hinterleib es seine reich mit Sensillen versehenen Vorderbeine anlegt. Nach einiger Zeit löst sich das Männchen und trägt mit seinem Spermatopositor eine Flüssigkeit auf eine modifizierte Region seiner Hinterbeine auf. Diese wird von dem Weibchen offenbar mit den Mundwerkzeugen aufgenommen. Ihre genaue Bedeutung ist unbekannt, ebenso ist die Spermaübertragung nicht klar (SCHUSTER 1962; ALBERTI & COONS 1999).

Andere paarbildende Milben sind jedoch reich mit Klammer- oder Haftstrukturen ausgestattet. Bei den oben bereits erwähnten Parasitina gibt es am zweiten Beinpaar starke, dornartige oder fingerförmige Fortsätze (Apophysen), mit deren Hilfe ein Beinpaar des Weibchens gehalten wird. Die Paarung erfolgt dann Bauchseite gegen Bauchseite gerichtet und die sackförmige Spermatophore wird dem Weibchen mit den Cheliceren (s.o.) in die Geschlechtsöff-

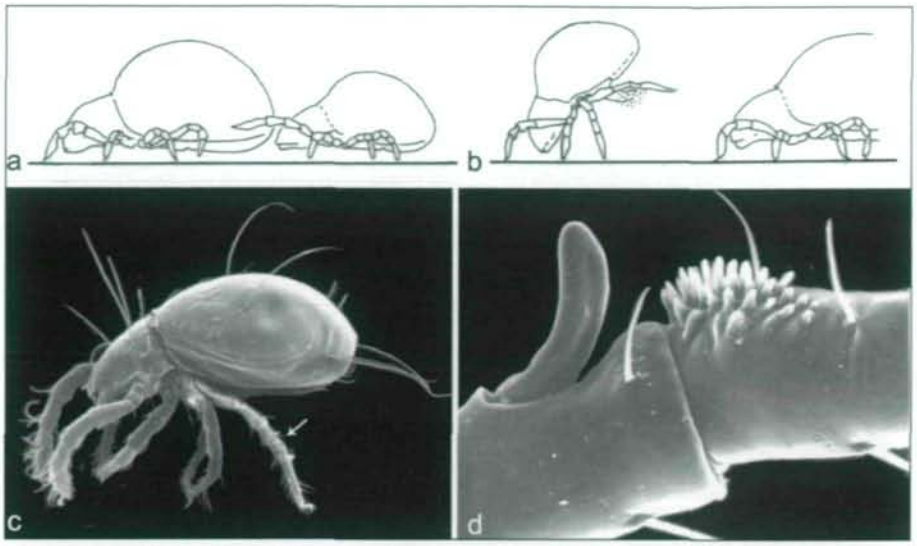


Abb. 32: Geschlechtsdimorphismus und Paarung sind bei den Moosmilben (Oribatida) eher seltene Erscheinungen. Bei *Collohmannia gigantea* wurde ein offensichtliches Paarungsverhalten beobachtet. **a**: Das Männchen schließt sich einem Weibchen an, indem es dieses mit seinen Vorderbeinen umgreift. Es läuft so geraume Zeit hinter ihm her. **b**: Nach einer Weile überholt es das Weibchen und belädt eine speziell strukturierte Region auf den Hinterbeinen mit Hilfe seines ausgestülpten Spermatopositors mit einer Flüssigkeit. Diese wird von dem Weibchen befressen. Die eigentliche Spermaübertragung ist nicht bekannt (a, b nach SCHUSTER 1962). **c**: Männchen mit modifiziertem Hinterbein (Pfeil). REM: 25x. **d**: Die modifizierte Region im Detail. REM: 360x. (c, d nach ALBERTI & COONS 1999).

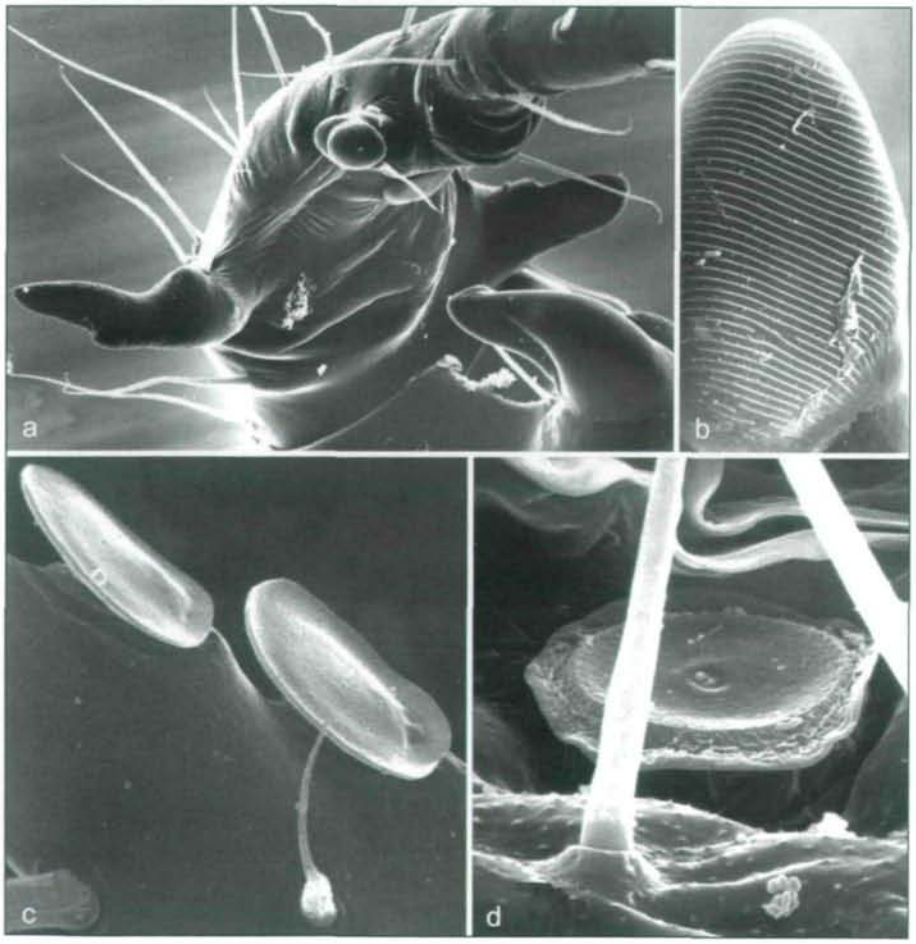


Abb. 33: Klauen und Haftstrukturen von Milben. **a**: Die zweiten Beinpaare der Männchen der Raubmilbenfamilie Parasitidae (Gamasida, Parasitina) besitzen meist auffällige, dornförmige Fortsätze (Apophysen), mit denen das Weibchen während der Paarung gehalten wird. Hier wird ein Klammerbein von *Pergamasus crassipes* gezeigt (vgl. Abb. 27). REM: 350x. **b**: Die Endfläche einer Apophyse zeigt feine Rippeln, die den Griff sicherer machen. REM: 1500x. **c**: Haftscheiben auf den Hinterbeinen der Männchen von der Mehlmilbe *Acarus siro* (Acaridida, Acaridae). REM: 3800x. **d**: Adanaler Saugnapf von *A. siro*. REM: 2600x (alle Abb. nach ALBERTI & COONS 1999).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

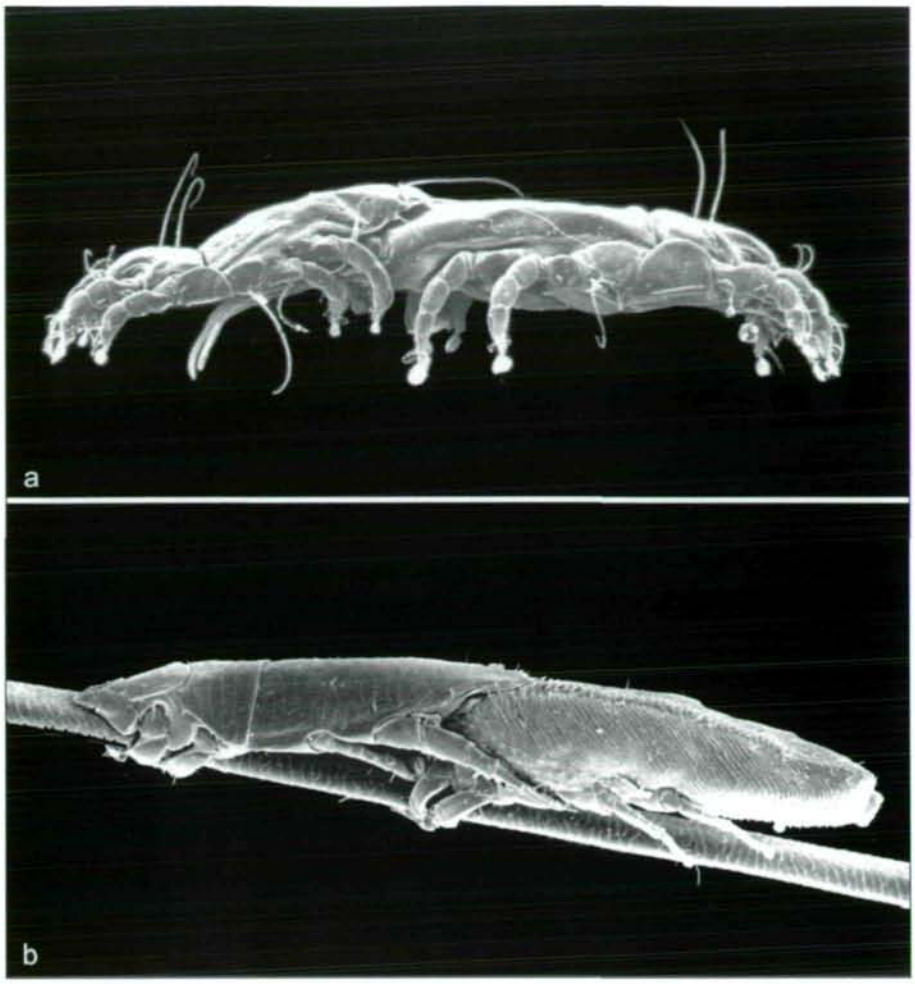


Abb. 34: Bei den Acaridida erfolgt die Spermienübertragung grundsätzlich immer mit Hilfe eines Penis im Zuge einer z.T. eigenartigen Paarung: **a**: Die Federmilbe *Proctophyllodes stylifer* (Acaridida, Proctophyllidae) paart sich, indem die Hinterenden der Partner gegeneinander gerichtet sind. Das lappenförmige Hinterende des Männchens (links) besitzt auf der Unterseite Saugnäpfe, mit denen das Weibchen fixiert wird (s. auch Abb. 35). REM: 160x. **b**: Bei *Chirodiscoides caviae* (Acaridida, Atopomelidae) sichert sich das Männchen eine weibliche Nymphe mit Hilfe von Saugnäpfen und hakenförmigen Hinterbeinen. Die Spermaübertragung erfolgt nach Häutung der Nymphe zum adulten Weibchen. Diese Tiere leben an Haaren von Meerschweinchen. REM: 160x (beide Abb. nach ALBERTI & COONS 1999).

nung geschoben (Abb. 27, 33a, b). Die Flächen der Apophysen, die mit der weiblichen Kutikula in Verbindung kommen, sind mit feinen Kutikularippeln ausgestattet, was etwas an die Rippeln unserer Fingerkuppen erinnert und sicher die Haftwirkung erhöht. Bei einer Reihe der oben erwähnten Heterozerconina, die z.B. auf Diplopoden (Doppelfüßer) leben, besitzen die erwachsenen Tiere auf der Unterseite hochkomplizierte Anhänge, die wahrscheinlich der Haftung an dem Tragwirt, auf dem die Paarung erfolgt, dienen (GERDEMAN & ALBERTI im Druck). Auch diese Anhänge besitzen eine feingerippelte Haftseite. Die feinstrukturelle Untersuchung der darunter liegenden Kutikulastrukturen zeigt jedoch ein extrem kompliziertes Faserwerk, welches im Detail noch nicht verstanden ist.

Der Haftung der Partner dienen auch eine Vielzahl von Bildungen, die man bei vielen actinotrichen Milben kennt. Diese Gruppe ist grundsätzlich gekennzeichnet durch sogenannte Genitalpapillen, die neben der Geschlechtsöffnung liegen. Früher wurden diese Papillen (auch Genitalnäpfe genannt) u.a. als solche Haftstrukturen angesehen. Diese Auffassung gilt als widerlegt. Vielmehr dienen diese Organe, wie man heute meint, der Wasser- und/oder Ionenaufnahme bzw. der Osmoregulation (ALBERTI & COONS 1999).

Nichtsdestoweniger gibt es aber Saugnäpfe bei manchen Männchen in der Gruppe der Acaridida (= Astigmata). Bei dieser Gruppe, bei der die Spermaübertragung immer direkt ist, sind die Haftmechanismen besonders vielfältig und die Ausbildung von Haftnäpfen ist nur eine Möglichkeit. Bei den Mehlmilben (*Acarus siro*) ist dieser Mechanismus realisiert und auch die Feinstruktur der Näpfe, bei denen es sich um umgewandelte Borsten handelt, bekannt (WITALINSKI 1990, WITALINSKI et al. 1992). Sie arbeiten in der Tat wie ein Saugnapf, wobei Muskulatur die festere innere Kontaktfläche anhebt und einen Unterdruck erzeugt, während die äußere flexiblere Randregion sich an die Kutikula des Partners anlegt und so den Saugeffekt erhöht. Die korrespondierende Kutikula-Region des Weibchens ist glatt, so dass die Haftung gewährleistet ist. Diese Näpfe liegen in der Nähe des Afters (adanale Saugnäpfe) und dürfen nicht mit den oben genannten Genitalpapillen (die bei beiden Geschlechtern auftreten; sie können allerdings auch völlig reduziert sein) verwechselt werden. Zusätzlich zu diesen adanalen Saugnäpfen gibt es kleine Haftscheiben an den Hinterbeinen der Männchen.

Andere Acaridida besitzen statt der adanalen Saugnäpfe Haftstrukturen, die wie ein Druckknopfmechanismus arbeiten und auf der Seite des Weibchens ebenfalls entsprechende Bildungen erfordern. Hier ist es so, dass die letzten weiblichen Nymphenstadien derartig ausgestattet sind, dass die Männchen regelrecht „andocken" können. Nur diese Andockregionen sind auf der weiblichen Seite so gestaltet, dass eine sichere Verankerung ermöglicht wird. Der übrige Körper ist von einer fein gefältelten Kutikula bedeckt. Bei *Proctophyllodes stylifer* geschieht das Andocken in entgegengesetzter Orientierung mit den modifizierten Hinterenden der Partner (Abb. 34a). Mit diesem Mechanismus sichert sich das Männchen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den Geschlechtspartner noch bevor dieser kopulationsfähig wird (Abb. 35). Auch ein Haken-Öse-Mechanismus ist von Acaridida beschrieben worden, nämlich von *Pterodectes* sp. (POPP 1967; WITALINSKI et al. 1992; ALBERTI & COONS 1999). Es gibt bei Acaridida auch die Möglichkeit, dass die Männchen zusätzlich zu den adanalen Saugnäpfen mit hakenförmig umgewandelten Hinterextremitäten die Weibchen bzw. weiblichen Nymphen halten (z.B. bei der im Fell von Meerschweinchen lebenden *Chirodiscoides caviae*, Abb. 34b; FAIN 1971; ALBERTI & COONS 1999) (Abb. 34b).

Diese Möglichkeit, dass die Geschlechtspartner sich mit den Beinen gegenseitig halten, ist auch bei vielen anderen Milben realisiert, ohne dass es zu auffälligen Besonderheiten kommt. Bei den oben erwähnten Süßwassermilben der Familie Pionidae gibt es allerdings spezialisierte Klammerbeine (Bein IV) neben den bereits genannten Übertragungsbeinen (Bein III).

Bei manchen Tarsonemina (Actinedida) ist die ganze Region um die männliche Geschlechtsöffnung wie ein Saugnapf gestaltet und funktioniert wohl auch so (LINDQUIST 1986). Bei anderen Formen, z.B. Scutacariden oder auch Vertretern der Spinnmilben (Actinedida: Tetranychiden) sind die Penisenden als Ankerstrukturen ausgebildet (ALBERTI & STORCH 1976b; EBERMANN 1982; LINDQUIST 1985). Sicherung von unreifen Weibchen durch Präkopulation ist von Tarsoneminen bekannt, bei denen die Männchen die Partner entweder mit umgewandelten Hinterbeinen und/oder mit der genannten Saugnapfregion packen und herumtragen (EBERMANN 1982; LINDQUIST 1986).

Derartige Bildungen sind naturgemäß gehäuft bei solchen Arten zu erwarten, die eine mehr oder weniger enge Paarbildung eingehen. Bei Arten, die ihre Spermatophoren ohne oder nur mit loser Kontaktaufnahme mit einem möglichen Geschlechtspartner absetzen, ist so etwas nicht erforderlich. Interessanterweise haben sich aber einige Arten, die in Gruppen gehören, in denen diese Form der dissoziativen Spermatophorenabgabe sehr wahrscheinlich das Ursprüngliche ist, in Richtung auf eine enge Paarbildung entwickelt (Abb. 36c, d; WITTE

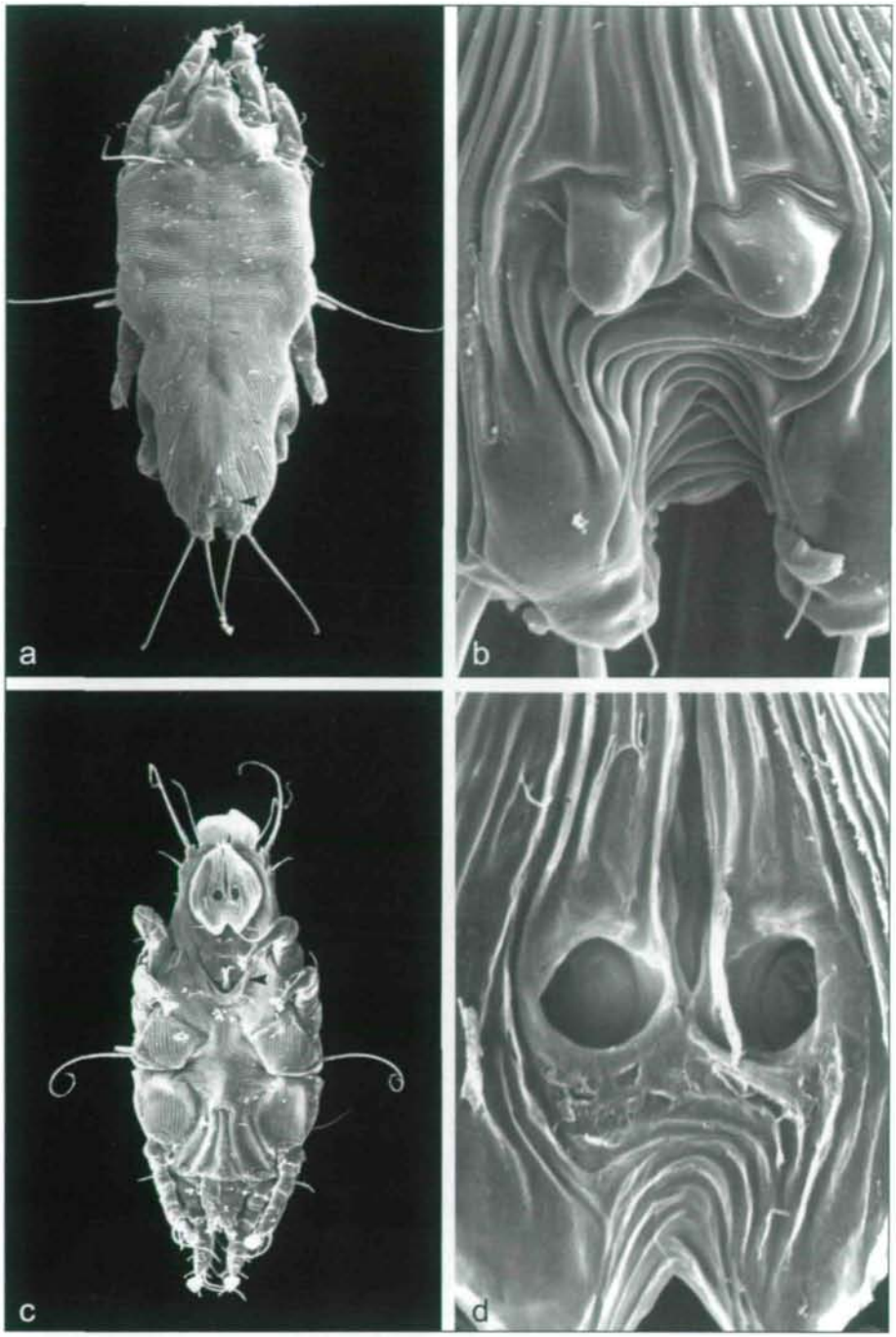


Abb. 35: Auch bei *Proctophyllodes stylifer* sichert sich das Männchen bereits die weibliche Nymphe, wobei die Hinterenden der Partner zusammengefügt werden. **a**: Weibliche Nymphe von der Rückenseite betrachtet. Im Gegensatz zum erwachsenen Weibchen ist die Kutikula stark gefaltet. Die Saugnäpfe des Männchens können nur an einer definierten Stelle wirksam ansetzten, den Andockpapillen (Pfeilkopf). REM: 190x. **b**: Andockpapillen stärker vergrößert. REM: 2250x. **c**: Bauchansicht des korrespondierenden Männchens mit der Haftscheibe und den zwei adanalen Saugnäpfen. REM: 190x. **d**: Haftscheibe und Saugnäpfe in höherer Vergrößerung. REM: 2250x (alle Abb. nach ALBERTI & COONS 1999).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

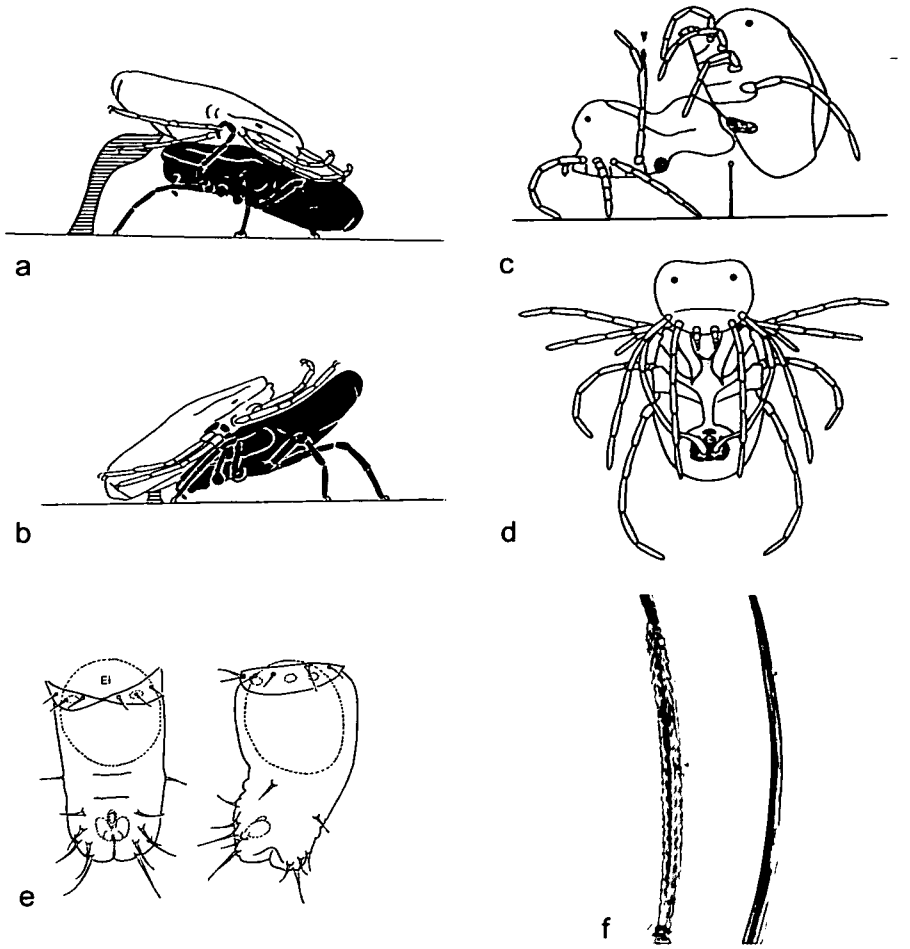


Abb. 36: Aspekte der Spermaübertragung bei einigen actinotrichen Milben aus der Gruppe der Actinedida. **a, b**: Bei der Art *Saxidromus delemarei* greift das Männchen (schwarz) ein Weibchen und stülpt es über eine relativ große Spermatophore, die es vorher abgesetzt hat (nach COINEAU 1975). **c**: Die Männchen der Süßwassermilben aus der Familie Arrenuridae (Actinedida; hier *Arrenurus globator*) heften sich ein Weibchen mit Klebsekret an ihr charakteristisch geformtes Hinterende. Nachdem sie eine Weile so verbunden waren, setzt das Männchen eine Spermatophore ab, die vom Weibchen dann aufgenommen wird. Auf diese Weise sichern sie sich ein Weibchen und minimieren auch den Aufwand für die Produktion von Spermatophoren, indem sie Spermatophoren nur dann produzieren, wenn sie ein Weibchen gewonnen haben (nach BÖTTGER & SCHALLER 1961). **d**: Männchen der Süßwassermilben aus der Familie der Pionidae haben die Enden der dritten Beine zu einem Spermatophorenübertragungsorgan umgebildet. Am vierten Beinpaar haben sie Klammerstrukturen, mit denen sie ein Weibchen festhalten können. Hier sieht man *Piona nodata* bei der Paarung (nach BÖTTGER & SCHALLER 1961). **e**: Ovipositor der Schnabelmilbe *Bdellodes longirostris*, mit dem das Weibchen die Eier in Bodennischen verstecken kann. An der Spitze erkennt man das Ovipositororgan, mit dem die Weibchen den Endfadenspermatophoren die Spermien entnehmen. Es dient gleichzeitig als Receptaculum seminis, in dem die Kapazitation der Spermien erfolgt (nach ALBERTI 1974). **f**: Lichtmikroskopische Aufnahme eines Endfadens einer Spermatophore der Schnabelmilbe *B. longirostris* vor (links) und nach (rechts) der Spermaentnahme durch das Weibchen (nach ALBERTI 1974).

& DÖRING 1999). Hierzu gehören die genannten Pionidae, aber auch die Arrenuridae, eine andere Familie der Süßwassermilben. Bei ihnen zeichnen sich die Männchen durch eine artcharakteristische Ausformung des Hinterkörpers aus. Diese steht im Zusammenhang mit der merkwürdigen Fähigkeit der Männchen, sich ein Weibchen an diesem Fortsatz festzukleben, wobei es sorgfältig darauf achtet, dass die weibliche Geschlechtsöffnung nicht verklebt wird. Das Weibchen wird nun längere Zeit (mehrere Minuten) herumgetragen, bis das Männchen eine typische, gestielte Spermatophore absetzt, die vom Weibchen nun aufgenommen wird (BÖTTGER & SCHALLER 1961; WALTER & PROCTOR 1999).

3.1.5 Organe und Strukturen zur Spermienaufnahme des Weibchens

Die indirekte Spermatophorenübertragung kann wie bereits beschrieben (s.o.) in mehr oder weniger enger Kooperation der Partner erfolgen oder unabhängig von jedem Partnerkontakt. In ersterem Falle kann das Weibchen mehr oder weniger passive Empfängerin sein oder aktiv mitwirken. Häufig wird das Weibchen im Zuge eines komplizierten und z.T. langwierigen Paarungsspieles auf die Spermatophorenaufnahme vorbereitet, z.B. bei Scorpiones, Uropygi und Amblypygi, vielen Pseudoscorpiones, manchen Solifugae und vielen actinotrichen Milben. Das Weibchen nimmt dann die Spermien aktiv auf, indem es seine Geschlechtsöffnung in die entsprechende Position über der Spermatophore bringt. Vielfach kann dann ein Teil der Geschlechtsöffnung vorgestülpt werden und die Aufnahme durchführen. Z.T. gibt es spezielle Bildungen, die dabei eine Rolle spielen. So besitzen Amblypygi-Weibchen kleine, kissen- oder hakenförmige sogenannte Gonopoden, die bei der Spermaaufnahme eingesetzt werden (WEYGOLDT 2000). Bei anderen Arten sind die Weibchen eher passive Empfängerinnen und fallen sogar in einen Starrezustand (viele Solifugae, Spinnen). Die Männchen applizieren dann die Spermatophore. Bei *Saxidromus delemarei* (Acari, Actinedida, Adamystidae) werden die Weibchen von den Männchen gegriffen und regelrecht über die relativ große Spermatophore gestülpt (Abb. 36a, b; COINEAU

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

1976). Zwischen diesen Extremen gibt es Übergänge. Bei Uropygi z.B. nimmt das Weibchen die Spermakapsel auf und das Männchen knetet danach die weibliche Geschlechtsöffnung mit den Palpen eventuell um die Spermien aus der Sekretkapsel herauszupressen (Abb. 4c; WEYGOLDT 1972).

Im Gegensatz zu dieser interaktiven Spermatophorenübertragung ist das Verhalten der dissoziativen Spermatophorenplazierung ohne Kontakt der Geschlechter zu sehen. Die Männchen setzen Spermatophoren in dem geeigneten Habitat ab und überlassen es dem Weibchen, diese beim Herumlaufen zu finden und aufzunehmen. Dieses Verhalten ist bei Bodenmikroarthropoden weit verbreitet. Es findet sich innerhalb der Arachniden z.B. bei einigen Pseudoskorpionen sowie vielen actinotrichen Milben (z.B. unter den Actinedida und bei den meisten Oribatida). Auch bei aquatischen Milben kommt es vor und zwar sowohl bei Süßwasser als auch bei Salzwasser bewohnenden Milben (KIRCHNER 1967; PAHNKE 1974; WITTE 1991; PROCTOR 1992; WITTE & DÖRING 1999). Die schon erwähnten Schnabelmilben-Weibchen besitzen dazu ein spezielles Spermaaufnahme-Organ an der Spitze des Ovipositors (Abb. 36e, f). Interessanterweise kommt es nur bei den Arten vor, bei denen die Spermatophore komplizierter gebaut ist. Den Tröpfchen-Spermatophorenbesitzern der Gattung *Cyta* fehlt dieses Gebilde (ALBERTI 1974).

3.1.6 Receptacula seminis

Solche Strukturen, wie sie bei manchen Bdelliden auftreten, können schon als Receptacula seminis aufgefasst werden. Dies sind Behälter, die das Weibchen ausbildet, um Spermien zu empfangen und u.U. zu speichern. Sie sind besonders häufig bei solchen Arten, die die Spermaübertragung mittels Gonopoden oder Penisbildungen bewerkstelligen. Bei solchen Arten können dann die Übertragungs- bzw. Empfangsorgane in ganz komplizierter Weise korrespondieren, was zu der erwähnten, heute verworfenen Schlüssel-Schloss-Hypothese geführt hat. Die Fülle der Möglichkeiten kann nicht erschöpfend behandelt werden. Einige Beispiele müssen genügen. So sei zunächst auf die wohl am besten untersuchten Spinnen verwiesen, die wie gesagt ihre Spermien mit Hilfe von Gonopoden, den Palpen, übertragen. Hier entspricht dem oben beschriebenen einfachen, birnenförmigen Bulbus ein ebenso einfaches Empfangssystem auf der weiblichen Seite (haplogyner Typ). Allgemein ist es charakterisiert durch paarige Receptacula seminis, die sich in den unpaaren Endabschnitt der Eileiter, den Uterus externus, öffnen. Jedoch gibt es zahlreiche Besonderheiten. So zeigten die Untersuchungen von UHL (1994a, b) und HUBER (2002) an Pholcidae oder UHL (2000) an *Dysdera erythrina* (Dysderidae) starke Abweichungen von diesem Schema. Sehr eigenartig sind auch die Mechanismen, die BURGER et al. (2003) bei *Opopaea fosuma* (Oonopidae) beschrieben haben. Die Weibchen dieser Art besitzen eine unpaare Spermathek, die in einen komplizierten Genitalapparat eingebettet ist. Es wird aufgrund der Gesamtmorphologie dieser Region vermutet, dass das Weibchen höchstwahrscheinlich Spermien aus der Spermathek herausdrücken kann, so dass es eine innere oder kryptische Selektion der Spermien vornehmen kann (s.u.).

Die höchsten Komplikationsgrade sind bei den entelegynen Spinnen erreicht worden (Abb. 37). Bei ihnen sind sekundäre Kopulationsporen neben der primären Geschlechtsöffnung entstanden, über die das Sperma mit Hilfe der Emboli an den komplexen Palpenorganen durch den Begattungsgang in das Receptaculum seminis appliziert wird. Von hier aus führt jeweils ein Befruchtungsgang zum Uterus externus. Diese Strukturen sind in einer speziellen, sklerotisierten Region, der Epigyne, enthalten (FOELIX 1996). Die Receptacula sind

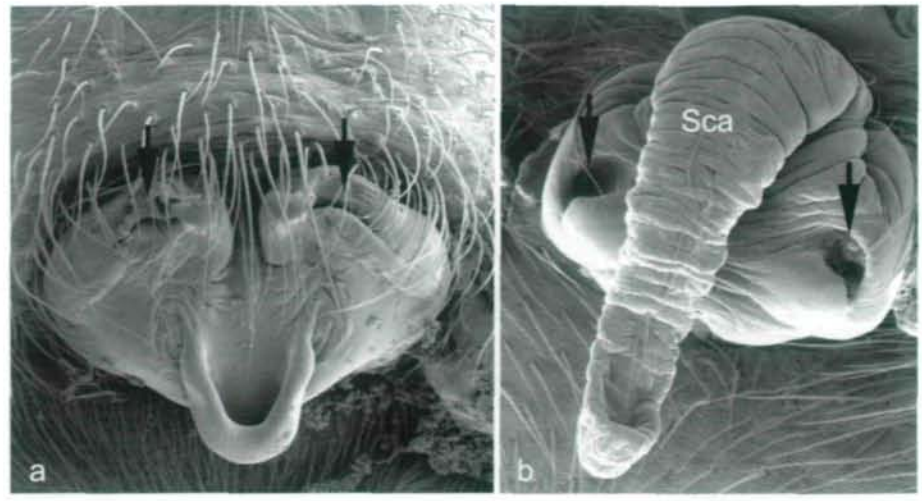


Abb. 37: Wie die Morphologie der Bulbi der Spinnenmännchen, so sind auch die entsprechenden Regionen der Weibchen vielfach sehr spezifisch gestaltet und stellen wichtige Bestimmungsmerkmale dar. Dies gilt besonders für die abgeleiteten, sogenannten entelegynen Spinnen, bei denen eine Epigyne mit sekundären Begattungsöffnungen (Pfeile) ausgebildet ist. In diese Öffnungen werden die Emboli der Männchen eingeführt. Die besonderen Strukturen dieser Region dienen der Sicherung des Kontaktes der Partner und damit der Spermaübertragung. Die Epigyne verdeckt hier die primäre Geschlechtsöffnung, die bei den Entelegynae ausschließlich der Eiablage dient. In dieser Bildtafel werden die Epigynen von zwei Arten der Araneidae gezeigt. **a**: *Nuctenea umbratica* (Spaltenkreuzspinne). REM: 70x. **b**: *Araneus diadematus* (Gartenkreuzspinne). REM: 80x. **Abk.**: Sca = Scapus.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

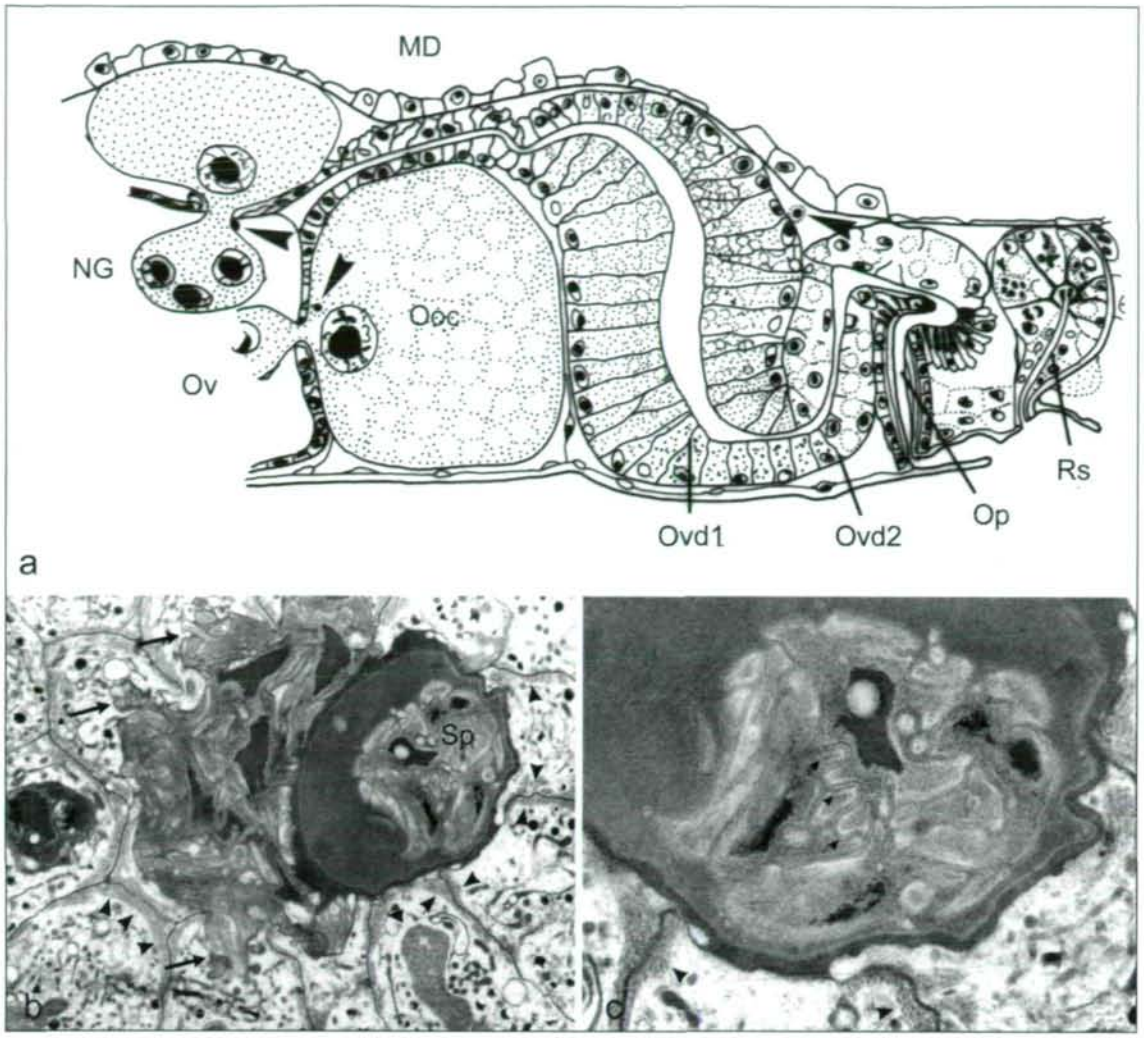


Abb. 38: Auch bei einer Reihe von Milben sind Kopulationsporen (Begattungsöffnungen) entstanden, z.B. bei den Spinnmilben (Actinedida, Tetranychidae). Hier wird das Beispiel der gemeinen Spinnmilbe *Tetranychus urticae* behandelt. **a**: Schemazeichnung der weiblichen Geschlechtsorgane im Längsschnitt. Das unpaare Receptaculum seminis liegt hinter der Eiablageöffnung, der primären Geschlechtsöffnung. Das Männchen deponiert die kugelförmigen Spermien (vgl. Abb. 11, 20e) mit seinem Penis (vgl. Abb. 31a, b) in dem Receptaculum. Hier wandeln sich die Spermien in mit fingerförmigen Fortsätzen versehene Zellen um (Kapazitation). Die Zellen durchdringen die Wand des Receptaculums und wandern durch die Leibeshöhle zum Ovar, wo die Oocyten befruchtet werden. Pfeilköpfe deuten auf Spermien (nach FEIERTAG-KOPPEN & PUNACKER 1985). **b**: Spermien im Receptaculum. Pfeile deuten auf Spermien, die offenbar schon teilweise in die Wand des Receptaculums eingedrungen sind. Pfeilköpfe markieren den peripheren Ring von Mikrotubuli in den Wandzellen des Receptaculums (nach ALBERTI & COONS 1999). TEM: 7600x. **c**: Detail. Die Fortsätze enthalten feine Filamente (kleine Pfeilköpfe), die vielleicht Actinfilamente darstellen. Große Pfeilköpfe zeigen auf die Mikrotubuli in den Wandzellen (nach ALBERTI & COONS 1999). TEM: 15.200x. **Abk.**: MD = Region des Mitteldarms; NG = Nährgewebe; Op = Ovipositor; Ooc = Oocyte im Follikel; Ov = Ovar; Ovd1 = Ovidukt 1; Ovd2 = Ovidukt 2; Rs = Receptaculum seminis.

mit zahlreichen Drüsen unterschiedlichen Typs ausgestattet, die über entsprechende Poren ihr Sekret in das Lumen des Receptaculums ergießen (z.B. SUHM & ALBERTI 1993). Die Bedeutung dieser Sekrete ist nicht sicher bekannt. Es ist möglich, dass sie der Erhaltung der Spermien dienen aber auch u.U. auf ein äußeres Signal hin die Aktivierung der Spermien (d.h. Dekapsulierung, Entrollung und Beweglichwerden) auslösen. Die ursprüngliche Geschlechtsöffnung dient bei den entelegynen Spinnen nur der Eiablage.

Eigenartigerweise ist ein ähnliches System auch bei manchen anactinotrichen Milben entstanden, den Dermanyssina, und konvergent noch einmal bei manchen Heterozerconina (MICHAEL 1892; ALBERTI & HÄNEL 1986, ALBERTI 2000, 2002a, b; GERDEMAN im Druck). Die sackförmige Spermatophore wird mit modifizierten Cheliceren vom Männchen in sekundäre Kopulationsporen geschoben (Abb. 2d, 52). Ein sekundäres Gangsystem führt zu den Ovarien. Die genauen Abläufe sind nur teilweise bekannt (ALBERTI & HÄNEL 1986, ALBERTI 2000, 2002a, b, DI PALMA & ALBERTI 2002). Wie es bei ursprünglichen Verwandten der Spinnen Anzeichen für den Einsatz der Pedipalpen bei der Spermamanipulation gibt (s.o. Uropygi; Abb. 4c), findet man auch bei den anactinotrichen Milben frühzeitig die Beteiligung der Mundwerkzeuge bei der Manipulation des Weibchens bzw. der Spermatophore, z.B. bei Ixodida (Abb. 28a) und manchen Gamasida (Uropodina, Parasitina) (ZUKOWSKI 1964; FAASCH 1967; FELDMAN-MUHSAM 1967, 1986; ALBERTI et al. 1999a, b, 2000). Inwieweit die Empfangsstrukturen auf der Weibchen-Seite den männlichen Übertragungsstrukturen entsprechen, ist noch wenig bekannt. In einigen Fällen deutet sich das aber an.

Receptacula seminis finden sich auch bei den Arten, bei denen Penisbildungen die Spermaübertragung vornehmen: Opilio-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

nes, Tetranychiden und verwandte Gruppen, Acaridida. Bei den Weberknechten stellen diese Strukturen wichtige Bestimmungsmerkmale (MARTENS 1978; GIRIBET et al. 2002) und sind demnach taxonspezifisch. Sie sitzen an der Spitze des Ovipositors (vgl. Bdelliden). Bei den Spinnmilben gibt es ein kleines, unpaares Receptaculum seminis kurz hinter der Geschlechtsöffnung (Abb. 38a; FEIERTAG-KOPPEN & PIJNACKER 1985). Es ist wenig auffällig und wurde von ALBERTI & STORCH (1976b) ultrastrukturell untersucht. Eigenartig ist das Epithel, dessen Zellen apikal einen Ring von Mikrotubuli aufweist. Möglicherweise steht diese Ausstattung mit der Fähigkeit der Spermien, das Epithel zu durchdringen, in Zusammenhang (Abb. 38b, c).

Bei den astigmaten Milben (Acaridida) ist ein komplizierter Aufnahmeapparat bei den Weibchen entwickelt, der im Zuge einer Kopulation mit Spermien befüllt wird (WITALINSKI et al. 1990). Bei der Mehlmilbe, *Acarus siro*, steht dieser über massive Zellstränge mit dem Ovar in Verbindung, wo daher mit hoher Wahrscheinlichkeit die Befruchtung der Eizellen (bzw. Oocyten) stattfindet (WITALINSKI et al. 1990). Ähnlich wie bei den Tetranychiden, den Parasitina und Dermanyssina müssen die Spermien also in der Lage sein, Gewebe zu penetrieren (ALBERTI & HÄNEL 1986, ALBERTI 1991b, ALBERTI & COONS 1999, ALBERTI 2002a, b).

3.1.7 Signale und Signalstrukturen bei der Paarbildung

Eine Grundvoraussetzung für den erfolgreichen Verlauf einer Spermaübertragung ist, dass die Spermien oder ihre Verpackung sowie die Herkunft von einem artgleichen Geschlechtspartner erkannt werden. Entsprechend gibt es eine Fülle von Signalen, Signalgebern und korrespondierenden Empfängern (Rezeptoren = Sinneszellen), die dieses Erkennen ermöglichen. Sie können hier nicht erschöpfend behandelt werden. Einige der bereits beschriebenen Strukturen, die in unmittelbaren Kontakt mit dem Geschlechtspartner gelangen, spielen hier sicher ebenfalls eine (eventuell finale) Rolle. Aber schon vorher muss es Signale geben, die z.B. die Aufmerksamkeit des Geschlechtspartners erwecken. Hierzu können z.B. Duftsignale gezählt werden. Die Quellen, von denen solche Duftsignale ausgehen, sind wenig bekannt. Die meisten, wenn nicht alle Spinnentiere besitzen Hautdrüsen, die dafür z.T. in Frage kommen könnten. Jedoch sind Nachweise für diese Funktion schwierig. Bekannt sind derartige Drüsen von Schildzecken (Foveolae; FELDMAN-MUHSAM 1986) oder auch von astigmaten Milben (Acaridida) und eventuell Oribatiden (Laterale Drüsen, Öldrüsen) (KUWAHARA 1991; RASPOTNIG et al. 2001, 2003). Der Bücherskorpion, *Chelifer cancroides*, und seine engeren Verwandten (Cheliferidae) besitzen sogenannte widderhornartige Organe, von denen vermutlich während des komplizierten Paarungstanzes ein Duftsekret abgegeben wird (VACHON 1949; WEYGOLDT 1969b; MORITZ 1993).

Es ist anzunehmen, dass solche Duftsignale auch von Spermatophoren ausgehen. Bei einigen Arten gibt es die Merkwürdigkeit, dass Scheinspermatophoren, die kein Sperma enthalten, um echte Spermatophoren herum abgesetzt werden. Es wäre denkbar, dass diese Scheinstrukturen eine Lockwirkung ausüben und dem Männchen ermöglichen, etwas ökonomischer mit den Spermien umzugehen, indem es nur relativ wenige, einzelne echte Spermatophoren absetzt, die aber nun/trotzdem sicherer gefunden werden. Derartiges ist z.B. von manchen Milben anzunehmen (WITTE 1991, WITTE & DÖRING 1999).

Von manchen Weberknechten und Spinnen ist eine gustatorische Balz bekannt. Darunter versteht man die Darreichung von Sekreten durch den einen Partner an umschriebenen Stellen, die von dem anderen Partner mit Geschmacksrezeptoren wahrgenommen und dann eventuell mit dem Munde aufgenommen werden. Beispielsweise wird von den Männchen des Schneckenkankers, *Ischyropsalis hellwigi*, an dem vergrößerten Chelicerengrundglied ein Sekret abgeschieden (Abb. 39; MARTENS 1969). Auch die von manchen Arten z.B. der Spinnengattung *Walckenaeria* (Linyphiidae) lange bekannten, z.T. bizarren Prosomafortsätze der Männchen geben offenbar derartige Sekrete ab, die von den Weibchen mit dem Munde aufgenommen werden (Abb. 40a, b; BRISTOWE 1958; SCHAIBLE et al. 1986,

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

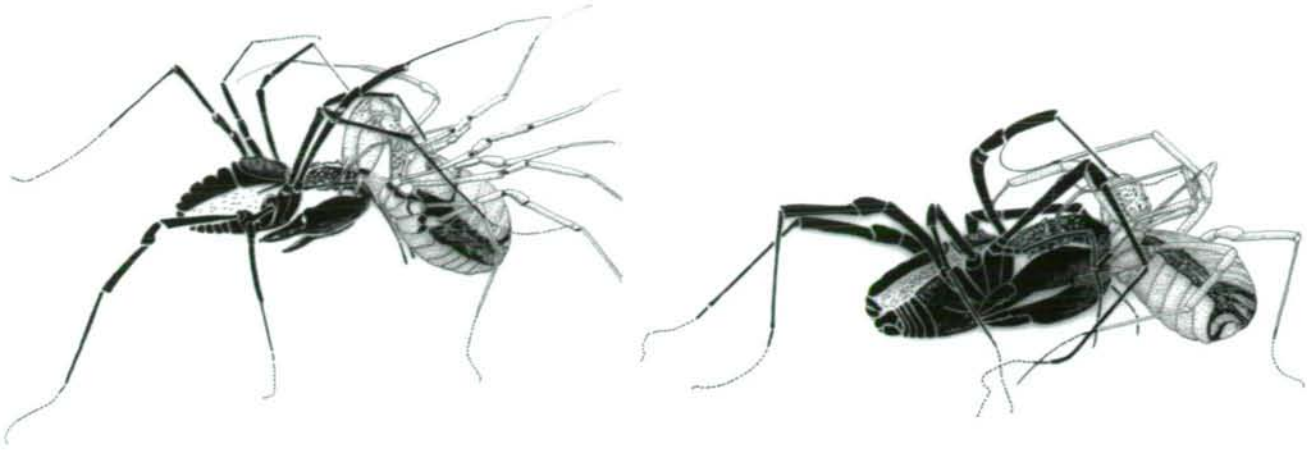


Abb. 39: Bei einer Reihe von Weberknechten wie z.B. dem Schneckenkanker *Ischyropsalis hellwigi* sondern die Männchen (schwarz) während der Balz Sekret aus Drüsen im Chelicerengrundglied ab, das an die Mundwerkzeuge des Weibchens gebracht wird: gustatorische Balz (links). Erst danach kommt es zur Kopulation (rechts) (nach MARTENS 1969).

SCHAIBLE & GACK 1987; VANACKER et al. 2003). Möglicherweise hat das oben geschilderte Verhalten der Männchen von *Collohmannia gigantea* eine ähnliche Bedeutung.

Derartige chemische Signale werden von den Spinnentieren mit entsprechenden Rezeptororganen wahrgenommen. So kann man grundsätzlich zwei Typen von Chemorezeptoren unterscheiden. Geschmacksrezeptoren nehmen unmittelbaren Kontakt mit dem Signalstoff auf (Kontaktchemorezeptoren, gustatorische Rezeptoren). Hierbei handelt es sich um Borsten, die den Fortsatz einer oder mehrerer Sinneszellen enthalten und an der Spitze einen Porus besitzen, über den Moleküle des Signalstoffes in Kontakt mit der Membran dieser Rezeptorzellfortsätze treten können. Solche Rezeptoren werden auch als tp-Sensillen bezeichnet (terminal pore sensilla). Geruchsrezeptoren (olfaktorische Rezeptoren) sind generell dadurch ausgezeichnet, dass die Sinnesborsten ebenfalls Rezeptorfortsätze enthalten. Die Wand des Sensillums ist jedoch von zahlreichen Poren durchsetzt. Diese Sensillen werden daher auch wp-Sensillen genannt (wall pore sensilla). Es gibt eine Reihe von Subtypen innerhalb dieser Kategorien (z.B. FOELIX 1996; ALBERTI & COONS 1999, COONS & ALBERTI 1999; BARTH 2000; WEYGOLDT 2000).

Das Auffinden des Geschlechtspartners und die Koordination des Verhaltens bei der Paarung kann natürlich auch mit Hilfe von mechanischen Signalen gewährleistet werden. Wie bei der Chemokommunikation können auch hier Signale über eine größere Distanz wirksam werden oder in unmittelbarem Körperkontakt. So gibt es die Möglichkeit über Substratschwingungen zu kommunizieren, wobei es sich um Habitatsubstrat (Boden, Blatt) handeln kann oder um selbstgefertigtes Material, z.B. Spinnfäden, wie es v.a. von Spinnen bekannt ist. So können mit bestimmten Körperteilen Trommelsignale auf das Substrat abgegeben werden (Palpentrommeln mancher Spinnen; SCHMIDT 1989; MORITZ 1993; KOTIAHO et al. 1999; AHTIAINEN et al. 2002) oder es werden komplizierte Zupfsignale über Spinnfäden ausgesendet (z.B. FOELIX 1996; BARTH 2000). Auch über die Luft können sehr wahrscheinlich Signale vermittelt werden. Die entsprechenden Sinnesorgane stellen meist massive Borsten (Tasthaare) dar, die an der Basis gelenkig in die Körperkutikula eingefügt sind und dort meist mit mehreren typischen Rezeptorzellfortsätzen in Kontakt stehen. Solche Mechanorezeptoren besitzen an ihrem Ende einen sogenannten Tubularkörper, der aus zahlreichen, dicht gepackten Microtubuli besteht. Besonders spezialisiert sind die Rezeptoren, die auf leiseste Luftbewegungen reagieren. Sie sind derartig fein in der Kutikula eingelenkt, dass diese Borstenbasis einen besonderen Schutz benötigt und deshalb in eine becherförmige Grube eingelassen ist. Diese Sensillen heißen dementsprechend Becherhaare oder Trichobothrien. Schließlich soll noch auf einen weiteren Mechanorezeptoren-Typ hingewiesen werden, der bei einer Reihe von Spinnentiergruppen vorkommt und als Spaltsinnesorgan bezeichnet wird. Hierbei handelt es sich um streifenförmige Regionen, in denen die Körperkutikula extrem verdünnt ist. Unter diesem Streifen endet

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

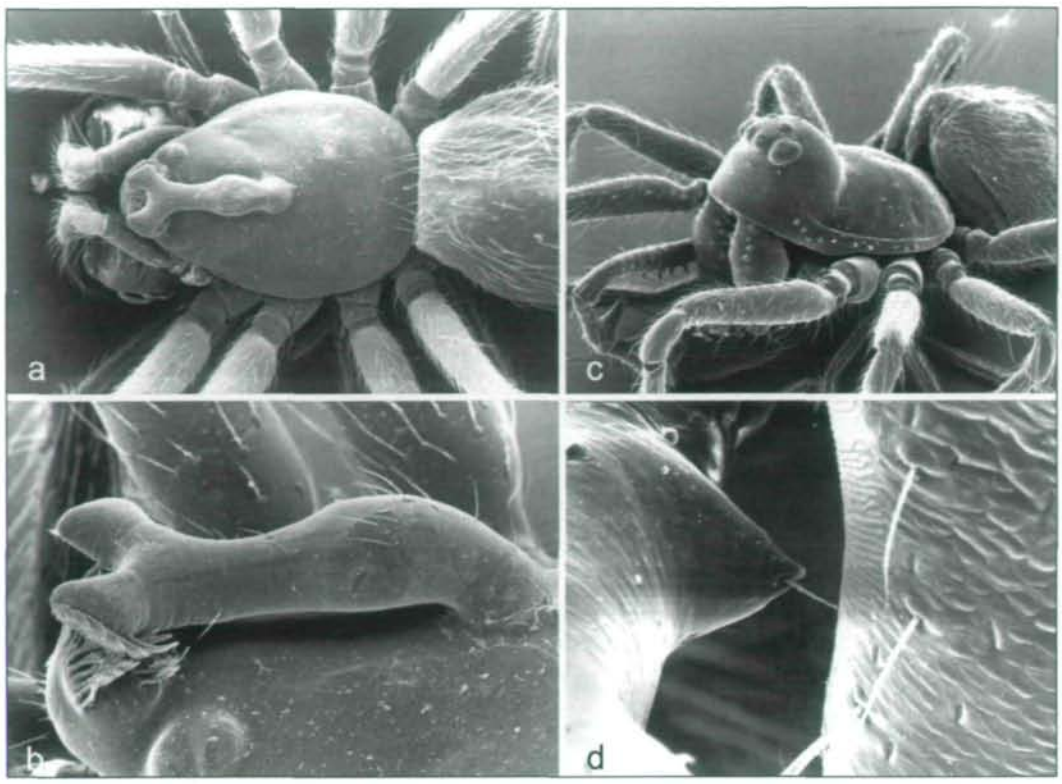


Abb. 40: Der gustatorischen und vielleicht auch taktilen Balz dienen wohl die z.T. bizarren Aufsätze auf dem Prosoma mancher Linyphiidae. Das konnte wenigstens für verwandte Arten der hier gezeigten *Walckenaeria furcillata* wahrscheinlich gemacht werden (s. Text). **a**: Rückenansicht. REM: 37x. **b**: Seitenansicht des Aufsatzes. REM: 100x. **c**: Möglicherweise ebenfalls der Kommunikation im Zuge des Paarungsverhaltens dienen die Stridulationsorgane, die hier z.B. an *Erigone dentipalpis* (Linyphiidae) gezeigt werden (akustische Balz). Spinnenmännchen von der Seite. REM: 27x. **d**: Ein Dorn an der Palpeninnenseite wird gegen ein „Waschbrett" an der Chelicerenaußenseite bewegt. Die feine Borste dient als Mechanorezeptor vermutlich der genauen Abstandsbestimmung. REM: 340x (alle Fotos: B. Hauk & G. Alberti).

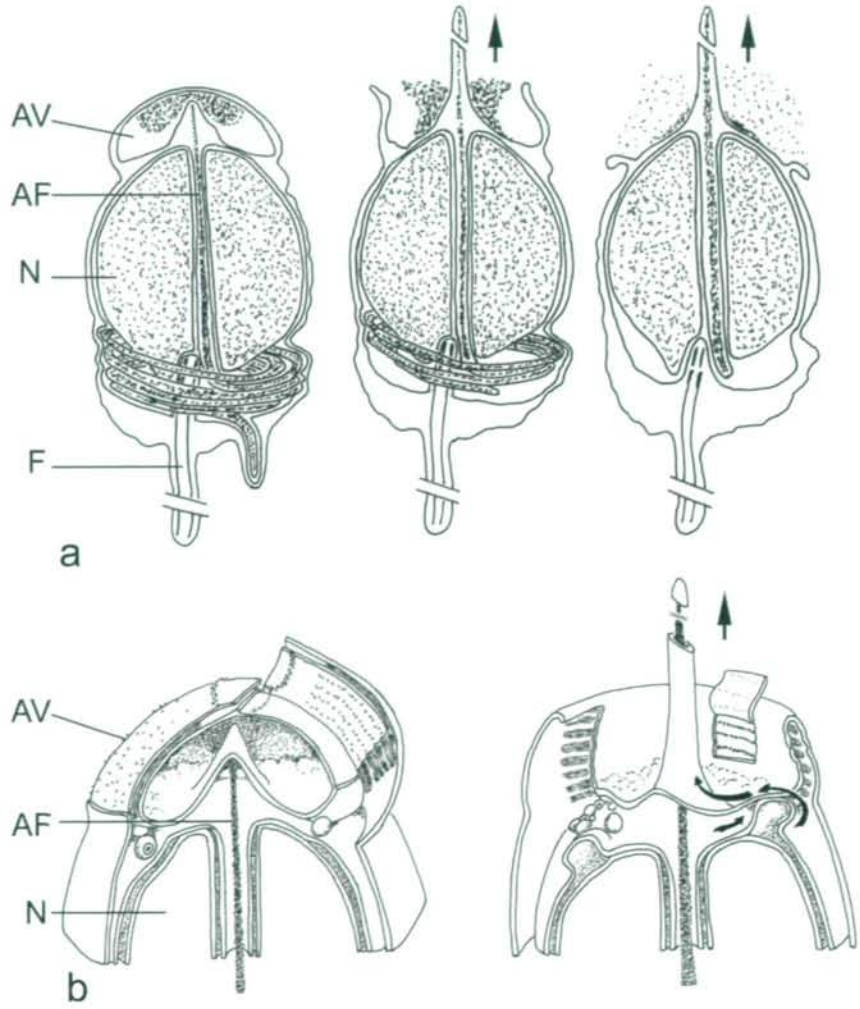


Abb. 41: Die Akrosomreaktion der Spermien bei Kontakt mit der Eizelle oder Oocyte ist von Spinnentieren bisher nicht genauer untersucht worden. Von dem verwandten Schwertschwanz *Limulus polyphemus* (Xiphosura) sind dagegen Details bekannt. Da der Akrosomkomplex vieler Spermien von Spinnentieren ähnlich gebaut ist (vgl. Abb. 12), kann angenommen werden, dass die Akrosomreaktion auch ähnlich abläuft. **a**: Übersicht, die Abläufe bei der Akrosomreaktion an der ganzen Spermazelle zeigen (Mitochondrien nicht gezeichnet). Links ein Spermium kurz vor der Akrosomreaktion. In der Mitte ist die Akrosomvakuole eröffnet und das enzymhaltige Sekret tritt aus. Das bei den Xiphosuren extrem lange Akrosomfilament wird aus der Zelle vorgeschoben (Pfeil) indem es praktisch vom Kern abgewickelt und vorgestoßen wird. Rechts ist dieser Vorgang nahezu abgeschlossen. (Akrosomfilament nur teilweise gezeichnet). **b**: Während des Vorstoßens des Akrosomfilamentes bleibt es immer von der Zellmembran umhüllt; d.h. diese muss laufend ergänzt werden, was offenbar aus dem Bereich der Kernhülle geschieht (Pfeile). Besondere Fibrillensysteme und Membranstrukturen, die diesen akrosomalen Bereich der Spermazelle kennzeichnen, sind angedeutet, indem Teile der Membranen entfernt wurden (aus Alberti 2000 nach Tilney 1985). **Abk.**: AF = Akrosomfilament; AV = Akrosomvakuole; F = Schwanzgeißel; N = Zellkern.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

eine Sinneszelle mit einem Tubularkörper. Der adäquate Reiz besteht in einer Stauchung der benachbarten, normalen Kutikula auf diese Streifen hin, was zu einer Einbuchtung der dünnen Kutikula führt, welche wiederum den Rezeptor reizt. Auch über diese Rezeptoren, die bei Spinnen besonders hoch entwickelt sind, können natürlich Substratschwingungen, die sich auf die Körperkutikula übertragen, wahrgenommen werden (BARTH 2000). Eine detailliertere Darstellung findet sich im Beitrag BARTH in diesem Band.

Natürlich gibt es auch die Möglichkeit, über auffällige und charakteristische Bewegungs- und Farbmuster bei optisch orientierten Arten Kontakt herzustellen, was von vielen Spinnen sehr gut untersucht ist (FOELIX 1996). Am bekanntesten sind in diesem Zusammenhang vermutlich die Springspinnen (Salticidae), mit ihren bizarren Paarungstänzen (BRISTOWE 1958) und hochentwickeltem optischen System (FOELIX 1996). Hierauf kann in diesem Kapitel nicht näher eingegangen werden. Es soll aber noch auf die Möglichkeit verwiesen werden, dass Lauterzeugung bei der Balz eine Rolle spielen könnte, wenn dieses auch nur selten nachgewiesen wurde. So besitzen eine Reihe von Spinnen Zirporgane (Stridulationsorgane), mit denen Laute erzeugt werden, die einem Zischen ähneln können, aber häufig außerhalb des Hörvermögens des Menschen liegen (SCHMIDT 1989; MORITZ 1993; FOELIX 1996). Solche Stridulationsorgane bestehen in der Regel aus Kutikulastrukturen, die gegeneinander gerieben werden (ähnlich wie bei Grillen oder Grashüpfern). Derartige Strukturen können z.B. zwischen Vorder- und Hinterleib ausgebildet sein (z.B. bei Theridiidae und Clubionidae) oder auch zwischen Palpeninnenseite und Chelicerenaußenseite (z.B. Scytodidae, Linyphiidae) (Abb. 40c, d).

Eine ausführliche Zusammenstellung derartiger Kommunikationsmechanismen bei Spinnen findet sich in WITT & ROVNER (1982) oder in BARTH (2000).

4 Befruchtung

4.1 Aktivierung der Spermien im Weibchen

Der entscheidende Akt der Befruchtung – die Verschmelzung von Spermium und Ei – ist bei Spinnentieren wenig erforscht. Dagegen kennt man diesen Vorgang in Teilen recht genau von den mit den Arachnida nächst verwandten Schwertschwänzen (Xiphosura). Bei ihnen wird beim Aufeinandertreffen eines Spermiums und einer Eizelle die sogenannte Akrosomreaktion ausgelöst (Abb. 41; TILNEY 1985), bei der sich die Akrosomvakuole öffnet und ihr enzymreiches Sekret abgibt. Gleichzeitig wird das Akrosomfilament, das in dem Spermium vorgefertigt vorliegt, ausgestoßen und penetriert vermutlich die Eihülle, wobei sehr wahrscheinlich Signalmoleküle in den beteiligten Zellmembranen interagieren. Das Ausstoßen des Akrosomfilamentes ist die Folge einer Umorganisation der Actinmoleküle im Akrosomfilament. Das Akrosomfilament verlängert sich dabei. Es bleibt immer von einer Zellmembran umgeben, die also mitvergrößert werden muss. Ähnlich werden die Abläufe bei solchen Spermien-Ei-Interaktionen bei den Arachniden sein, bei denen ein ähnlich gebauter Akrosomkomplex beteiligt ist. Darüber gibt es jedoch keine Untersuchungen. Des weiteren muss angenommen werden, dass – wie bei anderen Organismen – die Spermien im Männchen nach Ablauf der Spermiogenese noch nicht befruchtungsfähig sind. Diese Fähigkeit erhalten sie vielmehr wohl erst kurz vor dem Kontakt mit der Eizelle in einem Prozess, der Kapazitation genannt wird (BACCETTI & AFZELIUS 1976); auch dieser ist bei Spinnentieren wenig erforscht. Bei Tieren mit äußerer Befruchtung, wie den Schwertschwänzen, kann angenommen werden, dass das Signal zur Kapazitation durch den Kontakt mit dem Meerwasser gegeben wird. Im Falle der Arachniden wird dieses Signal wahrscheinlich durch das Milieu des weiblichen Geschlechtstraktes bzw. durch bestimmte Sekrete mit Signalwirkung gegeben werden. Auch hierbei ist wiederum die artgerechte Erkennung erforderlich und gewährleistet. Vermutlich werden die Spermien durch die Kapazitation auch erst beweglich. Es kann angenommen werden, dass

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

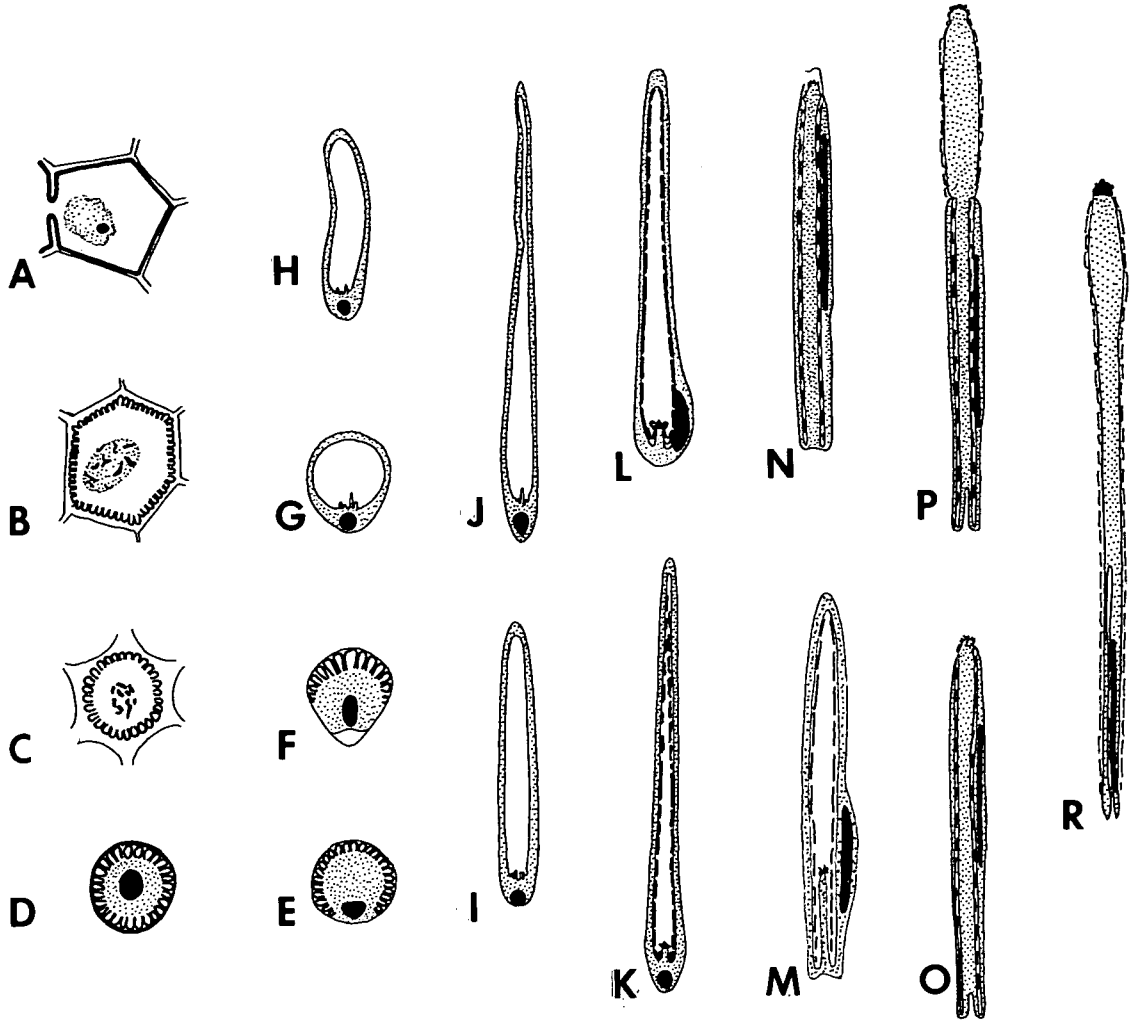


Abb. 42: Spermatogenese und Kapazitation bei Zeckenspermien (Anactinotrichida, Ixodida). Diese hoch komplizierte Spermatogenese findet man auch bei den Vakuolenspermien anderer Taxa (vgl. Abb. 12, 19, 20a, b). Wegen der Übereinstimmungen kann angenommen werden, dass bei diesen auch die Kapazitation entsprechend abläuft. Zunächst entwickeln sich periphere Vesikel (**A–F**), die zu einer einheitlichen Vakuole verschmelzen (**G**). Es folgt eine Zellstreckung (**H–J**), wonach es zur Einstülpung einer Cytoplasmasäule vom hinteren Zellpol aus kommt (**K–N**). Parallel zu dieser Einstülpung entstehen lange Fortsätze an der Vakuolenmembran, die sich bald dieser anlegen. In diesem Zustand werden die Spermien (auch als Prospermien bezeichnet) in das Weibchen übertragen. Im Receptaculum des Weibchens kommt es nun zur Kapazitation, die darin besteht, dass sich die Vakuole am Vorderende öffnet und die Cytoplasmasäule aus der Vakuole herausgeschoben wird. Auf diese Weise wird das Spermium geradezu umgekrempelt und auf die doppelte Länge gebracht (**N–R**). Durch dieses Umkrempeln bildet nun die Vakuolenmembran die Zelloberfläche, womit auch die Fortsätze nach außen gelangen. Diese sind an der Bewegung der Zelle beteiligt. Die kapazitierte Zelle (sogenannter Spermiophor) kann nun aktiv den Ovidukt durchwandern und eine Oocyte erreichen. Bei einigen Arten wurde während des Umkrempelns am Hinterende wieder eine Einstülpung erzeugt. In diesem Bereich liegen nun Akrosomkomplex und Zellkern, so dass bei Kontakt mit der Oocyte diese Einstülpung wieder (jetzt nach hinten) ausgestülpt werden muss, damit diese Region Kontakt mit der Oocyte bekommt und die Akrosomreaktion ablaufen kann (hier nicht dargestellt) (aus Coons & Alberti 1999 nach Oliver 1982).

dieser Vorgang innerhalb der Weibchen aktiv ausgelöst wird. Dies wird z.B. sehr wahrscheinlich bei solchen Spinnen der Fall sein, die Spermien in den Receptacula seminis mehr oder weniger lange aufbewahren. Die Spermien sind unbeweglich und eingekapselt. Auf ein Signal, vermutlich durch Sekretausschüttung in die Receptacula, werden die Spermien entkapselt, entrollt und beweglich (Brown 1985). Vor der Kapazitation sind die Spermien also inaktiv, was bedeutet, dass sie ohne eigenen Energiebedarf sowohl im Männchen als aber auch im Weibchen gespeichert werden können. Die nichtkapazierten Spermien stellen gleichzeitig eine Übertragungsform dar, die viel-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

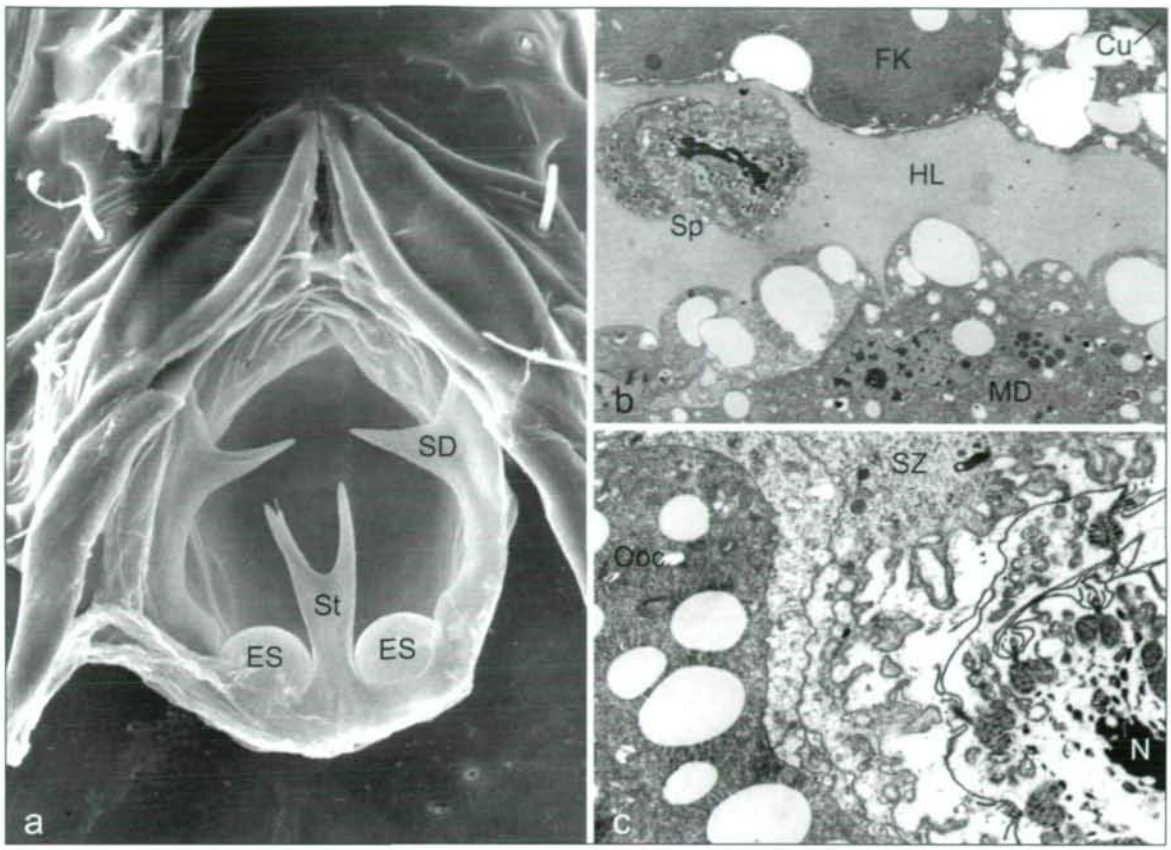


Abb. 43: Spermienschicksal im begatteten Weibchen von Parasitina (Anactinotrichida, Gamasida): **a**: Blick in die von der Bauchseite eröffnete Vaginalhöhle von *Pergamasus brevicornis* (Gamasida, Parasitina), die gleichzeitig als Receptaculum seminis dient. Die Dornen (Seitendornen, Stipula), die die Spermatophore nach der Kopulation halten, sind gezeigt. Ebenso sieht man die paarigen Endogynialsäcke. Deren Feinstruktur (hier nicht gezeigt) deutet daraufhin, dass sie an der Regulierung des Milieus in der Vaginalhöhle beteiligt sind und damit Einfluss auf die Spermienaktivität nehmen könnten (nach ALBERTI et al. 1999b). REM: 650x. **b**: Weibchen von *P. crassipes* nach der Begattung mit einem Spermium in der Leibeshöhle (nach ALBERTI 1988). TEM: 2650x. **c**: Detail aus dem Ovar von *P. crassipes*. Ein Spermium ist eingedrungen und liegt dicht neben einer jungen Oocyte (nach ALBERTI 1988). TEM: 4600x. **Abk.**: Cu = Cuticula; ES = Endogynialsäcke; FK = Fettkörper; HL = Hämolymphraum (Leibeshöhle); MD = Mitteldarm; N = Spermienzellkern; Ooc = Oocyte; SD = Seitendornen; Sp = Spermium; St = Stipula; SZ= somatische Zelle.

fach speziell, nämlich platzsparend, verpackt ist (z.B. als eingerollter Typ bei Pseudoscorpiones, Uropygi, Amblypygi, Araneae, Ricinulei; als Vakuolen-Typ der anactinotrichen Milben). Diese Kapazitationsvorgänge sind wie gesagt bei Spinnentieren wenig untersucht und wenn, dann sind nur die strukturellen Veränderungen bekannt. Was sich auf molekularer Ebene etwa in der Zellmembran abspielt, ist gänzlich unerforscht. Aber schon die strukturellen Veränderungen sind spannend genug. Bei den Arten, bei denen man kapazierte Spermien im Weibchen gefunden hat, sind diese z.T. stark umgestaltet. Spermien von Amblypygi (WEYGOLDT 2000), Spinnen (BROWN 1985) und Pseudoskorpionen (CALLAINI & DALLAI 1993) entrollen sich, erhalten also eine langgestreckte Form mit freier Schwanzgeißel und sind nun offenbar beweglich und in der Lage, eine Eizelle aktiv zu erreichen. Die aflagellaten Spermien von Milben verändern z.T. vollkommen ihre Form (ALBERTI & COONS 1999, COONS & ALBERTI 1999). Die einfachen Spermien der actinotrichen Milben werden wahrscheinlich amöboid beweglich. So besitzen die ursprünglich kugelförmigen Spermien der Spinnmilbe *Tetranychus urticae* nach der Kapazitation im Receptaculum seminis fingerförmige Fortsätze, die feine Filamente enthalten (ALBERTI & STORCH 1976b). Ganz phantastisch ist die Umwandlung der Spermien vom Vakuolentyp, der bei vielen anactinotrichen Milben (incl. Zecken) gefunden wird (Abb. 42). Hier kommt es zu einem Umkrempeln der Zelle, so dass die ursprüngliche Vakuolenmembran zur äußeren Zellmembran wird (BREUCKER & HORSTMANN 1968, 1972; FELDMAN-MUHSAM & FILSHIE 1979; COONS & ALBERTI 1999). Diese ist nun mit langen, parallel zur Zelloberfläche verlaufenden Fortsätzen versehen, die offenbar der Fortbewegung dienen. Die Zellen, die jetzt etwa doppelt so lang sind wie vorher, erreichen so die Eizelle (bzw. Oocyte), in die sie eindringen. Vermutlich dringt nur ein Teil des Spermiums, nämlich der kernhaltige ein, dazu kann es zu einer weiteren Ausstülpung des entsprechenden Abschnittes kommen.

4.2 Weg der Spermien im Weibchen, Befruchtungsort

In der Regel werden die Spermien bei den Arachniden im distalen Genitaltrakt in mehr oder weniger spezialisierten Regionen deponiert. Besondere Strukturen können vorhanden sein, die z.B. Spermatophoren

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aufnehmen und halten (Gonopoden der Amblypygi, s.o.; Dornen bei Parasitina). Besonders distinkte Regionen, die Spermien längere Zeit bewahren, werden Receptacula seminis genannt. In ihnen erfolgt die Kapazitation der Spermien (s.o.). Die Receptacula der Spinnenweibchen sind wohl immer mit Drüsen ausgestattet, die diesen Vorgang auslösen könnten und ein die Spermien erhaltendes Milieu schaffen (SUHM & ALBERTI 1993). Eine ähnliche Bedeutung haben vermutlich die sogenannten Endogynialsäcke der Parasitina (Abb. 43a, 52b).

Bei manchen Milben (Bdellidae) ist ein spezielles Spermaaufnahmeorgan an der Spitze des Ovipositors lokalisiert, welches als Receptaculum fungiert (Abb. 36e, f). Mit diesem wird das Sperma den Spermatophoren entnommen. Eine ähnliche Lage haben, sicher konvergent, die Receptacula der Opiliones, welche aber im Zuge einer Kopulation befüllt werden (Abb. 39). Sehr wahrscheinlich wandern die Spermien ursprünglich von dem Aufnahmeort durch die Eileiter zu den Ovarien, wo die Befruchtung der Eizellen oder bereits der jungen Oocyten stattfindet. Dieser Weg scheint gesichert zu sein für Skorpione, aber auch für die Zecken. Bei den Spinnmilben dringen die kapazitierten Spermien durch die Wand des Receptaculums und wandern amöboid durch die Leibeshöhle (Hämolymphraum) in das Ovar ein (Abb. 38; SMITH & BOUDREAUX 1972; MOTHES & SEITZ 1981; ALBERTI & CROOKER 1985; FEIERTAG-KOPPEN & PIJNACKER 1985). Einen ähnlichen Weg nehmen vermutlich die Spermien der Parasitina, die man in der Leibeshöhle und dem Ovar, aber nie im Eileiter gefunden hat (Abb. 43b, c; ALBERTI 1991b, 2000, 2002a, b, ALBERTI et al. 1999a, b, 2000). Auch von anderen Vertretern der anactinotrichen Milben weiß man, daß die Befruchtung im Ovar erfolgt oder hat starke Hinweise darauf (ALBERTI & HÄNEL 1986, DI PALMA & ALBERTI 2002, ALBERTI & KRANTZ im Druck). Immerhin gibt es also sichere Befunde über den Befruchtungsort, das Ovar, bei so verschiedenen und systematisch so weit getrennten Gruppen wie den Skorpionen, den anactinotrichen und den actinotrichen Milben. Dies steht in scharfem Gegensatz zu der allgemein vertretenen Meinung, dass bei Spinnen die Befruchtung im distalen Genitaltrakt bei der Eiablage erfolgt. Dieser Vorgang ist aber nie belegt worden, sondern wird ausschließlich aus der Struktur des Genitaltraktes geschlossen. Es ist ferner bemerkenswert, dass Eier von Spinnentieren niemals eine Mikropyle in ihrer Eihülle aufweisen. Solche Mikropylen, die Aussparungen in der Eihülle für den Durchtritt des Spermiums darstellen, findet man bei den Eiern von Insekten, die in der Tat bei der Ablage befruchtet werden. Bestenfalls gibt es bei Arachniden eine sogenannte transitorische Mikropyle in der Vitellinmembran, die im Bereich der Anheftungsstelle der Oocyte am Follikelstiel (s.o.) eine Weile offen bleibt aber vor dem Verlassen des Follikels geschlossen wird. Dazu werden noch Eihüllsekrete im Eileiter auf die Vitellinmembran aufgelagert! So erscheint uns der Befruchtungsort bei Spinnen weitgehend ungeklärt. In diesem Zusammenhang sei auf die Arbeit von SUZUKI (1995) verwiesen, wonach Flagellen, die Spermien zugeordnet wurden, im Ovar von *Achaearanea tepidariorum* (Theridiidae) beobachtet wurden. MORISHITA et al. (2003) haben allerdings erst kürzlich die Befruchtung im Uterus bei *Loxosceles intermedia* (Sicariidae) für wahrscheinlicher erachtet und bezweifelten die Befunde von SUZUKI (1995). Die Möglichkeit, dass der Befruchtungsort bei den Spinnen unterschiedlich gelegen sein könnte, ist offenbar bisher nicht in Betracht gezogen worden. Von anderen Spinnentieren ist zu diesem Punkt noch weniger bekannt. Diese Unkenntnis ist umso bedauerlicher, als die Interpretation abgeleiteterer Verhältnisse dadurch sehr erschwert wird.

So gibt es, wie oben schon ausgeführt wurde, bei einigen Spinnentiergruppen besondere Kopulationsporen, von denen meist spezielle Strukturen die Spermien weiterleiten. Solche Systeme sind von den entelegynen Spinnen am bekanntesten. Sie finden sich aber auch bei manchen Milben, nämlich innerhalb der actinotrichen Milben bei den Tetranychiden (und Verwandten) sowie den Acaridida, und innerhalb der anactinotrichen Milben bei manchen Heterozerconina (GERDEMAN im Druck) sowie – besonders kompliziert – bei den Dermanyssina (MICHAEL 1892; ALBERTI & HÄNEL 1986, DI PALMA & ALBERTI 2002). Bei letzteren ist fast das gesamte weibliche Genitalsystem

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

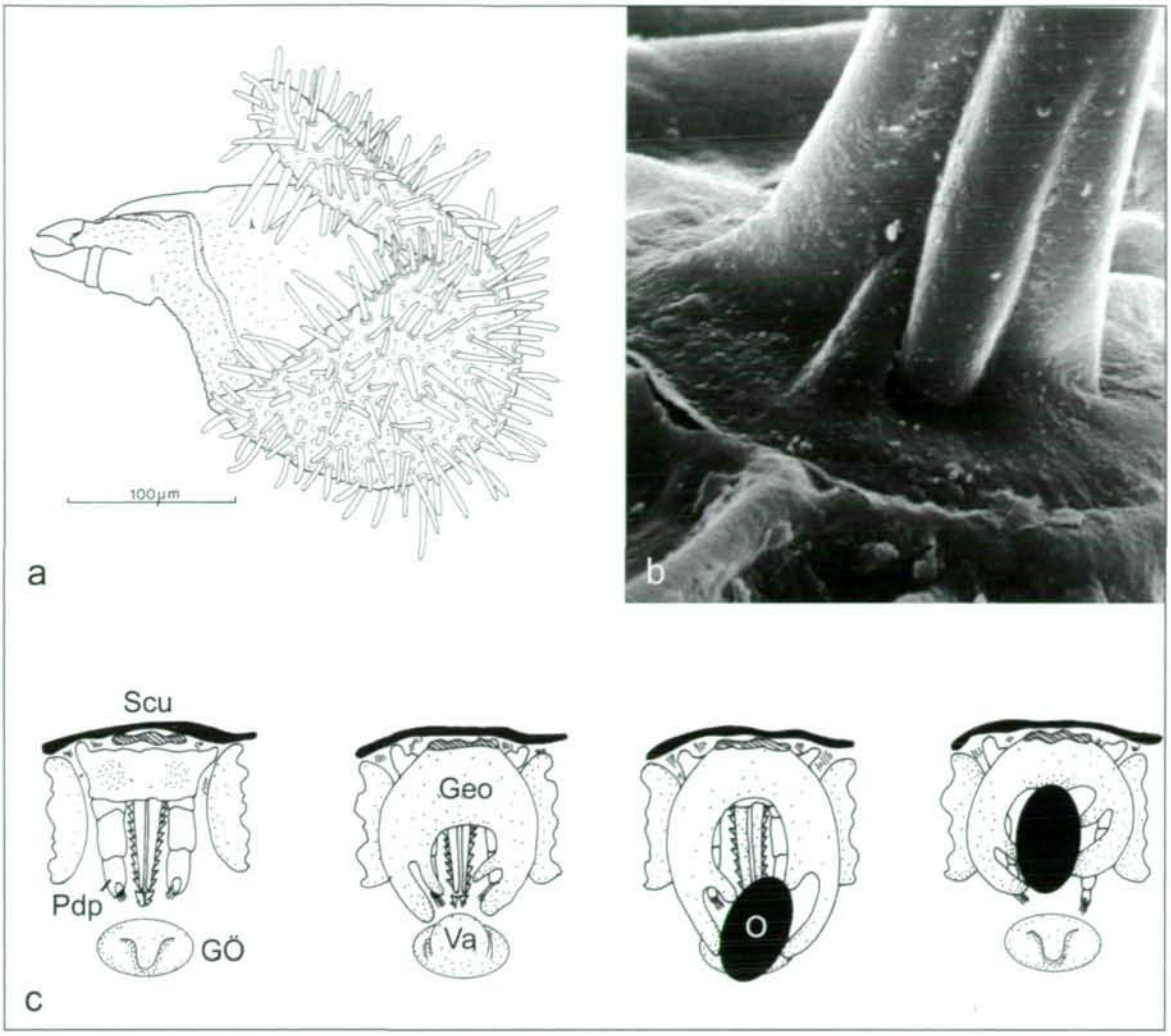


Abb. 44: Besonderheiten von Eiern von Milben und Zecken (Acari). **a**: Bestacheltes Ei einer Schnabelmilbe der Art *Bdella iconica* (Actinedida, Bdellidae), das bereits eröffnet ist und aus dem die unvollkommen entwickelte Prälarve herausschaut. Mit der ersten Häutung entsteht die selbständige Larve. Zwischen den Stacheln der Eier bleiben im natürlichen Habitat Substratpartikel hängen, die einen zusätzlich Schutz bieten können (nach ALBERTI 1975). **b**: Detail der Eihülle einer verwandten Art, *Neomolgus littoralis*, mit Stachelbasis (nach ALBERTI & COONS 1999). REM: 9.000X. **c**: Von links nach rechts werden die Manipulationen, die ein Schildzeckenweibchen (Ixodidae) bei der Eiablage vornimmt, gezeigt. Ansicht etwa von vorn mit Blick auf die Mundwerkzeuge und die Geschlechtsöffnung. Aus dem Nackenbereich wird das sogenannten Genésche Organ ausgestülpt, das mit seinen schlauchförmigen Armen das Ei umgreift und mit einer Sekrethülle versieht, die als Verdunstungsschutz dient (nach SONENSHINE 1991). **Abk.**: Geo = Genésches Organ; GÖ = Geschlechtsöffnung; O = Ei; Pdp = Pedipalpus; Scu = Scutum (Rückenschild); VA = Vagina.

gegenüber der ursprünglichen Ausstattung im Zuge dieses Neuerwerbs umgestaltet worden (Abb. 52; ALBERTI 1988b, 1991b, 2002a, b).

Während bei den entelegynen Spinnen die sogenannten Befruchtungsgänge die Spermien zum Ende des Eileiters (in den Uterus externus; s.o.) führen, woraus eben die Annahme resultiert, dass die Befruchtung bei der Eiablage stattfindet, führen die Gänge bei den Dermanyssina (und manchen Heterozerconina?) sowie Acaridida zum Ovar. Da es sich bei diesem Gangsystem um ein sekundäres handelt, gibt es bei den bisher untersuchten Arten offensichtlich keine offene Verbindung zum Ovar, d.h. die Spermien müssen wenigstens das letzte Stück durch Gewebe penetrieren, um die Oocyten zu erreichen (s.o.).

5 Brutfürsorge und Brutpflege

5.1 Eiablage und Schutz der Eier

Spinnentiere haben verschiedene Möglichkeiten ihre mehr oder weniger aufwendig produzierten und in einem z.T. ebenfalls sehr energieverbrauchenden Verfahren befruchteten Geschlechtsprodukte zu schützen und damit das Ziel, nämlich die Fortpflanzung, zu sichern.

Viele Arten legen ihre Eier an geschützten Orten ab. Dabei können Ovipositoren als Legeröhren von Bedeutung sein. Mit diesen kann das Ei in Verstecke, z.B. Bodenporen, geschoben werden (z.B. Opiliones, viele actinotriche Milben). Andere vergraben aktiv ihre Eier (Solifugae, Abb. 5; manche anactinotriche Milben) (MORITZ 1993; EVANS 1992; WALTER & PROCTOR 1999). Mit Hilfe von Sekreten kann ein Tarnungseffekt erzielt werden. So sind z.B. die stacheligen Eihüllen mancher Schnabelmilben

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

in der Lage Substratpartikel festzuhalten (Abb. 44a, b; ALBERTI 1974). Eihüllen können verkleben, so dass Eiballen entstehen (WITTE 1975b). Bei Süßwassermilben quellen die Eihüllen auf, was eine Schutzfunktion haben dürfte (WITALINSKI 1988; EVANS 1992). Ganz eigenartig ist die Manipulation der Eier, die Zeckenweibchen bei der Eiablage zeigen (Abb. 44c). Die Eier werden mit Hilfe des Gnathosomas und der Vorderbeine von der ventralen Geschlechtsöffnung abgenommen und nach dorsal in den Nacken bugsiert. Dabei werden sie mit einem paarigen, schlauchförmigen Organ, dem Genéschen Organ, umfasst und mit einem Sekret bedeckt. Dieses Sekret setzt die Wasserdurchlässigkeit der Eier herab, d.h. Eier, die vor dieser Manipulation entfernt werden, vertrocknen.

Auf die Ausbildung von Brutbehältern bei Amblypygi, Uropygi und Pseudoscorpiones wurde schon hingewiesen. Spinnen bilden grundsätzlich mit unterschiedlichem Aufwand Eibehälter aus Spinnsekret, wobei spezielle Drüsen und Fadentypen verwendet werden (Abb. 6). Bei den Zitterspinnen (Pholcidae) und Speispinnen (Scytodidae) bestehen diese Kokons nur aus wenigen Fäden, bei anderen z.B. den Araneae, Lycosidae oder Pisauridae sind es feste, mehrschichtige Gebilde (BRISTOWE 1958; KULLMANN & STERN 1975; FOELIX 1996). Z.T. werden diese Kokons eine Zeitlang bewacht (z.B. *Argiope*, *Pisaura*) oder mit Substratpartikeln (Feenlämpchen von *Agroeca brunnea*, Clubionidae) getarnt. Die Weibchen der Pisauridae und der Lycosidae tragen bekanntlich ihre Kokons eine Weile mit sich herum. Erstere halten den Kokon mit ihren Mundwerkzeugen, den Cheliceren, letztere behalten die Kokons angesponnen an den Spinnwarzen. Die Lycosiden können die Kokons bei Störung sehr schnell abwerfen, suchen sie aber danach wieder auf und heften sie wieder an. Innerhalb der Kokons entwickeln sich die ersten Jugendstadien. Von den Wolfsspinnen ist bekannt, dass das Weibchen nach einer gewissen Zeit den Kokon erweitert, damit die Jungtiere etwas mehr Platz haben. Schließlich hilft sie auch bei der Öffnung des Kokons und erleichtert damit den Jungtieren das Verlassen desselben (Abb. 6c, d). Wolfsspinnen wie auch Skorpione tragen die Jungtiere eine Weile auf ihrem Rücken herum. In dieser Zeit fressen die Alttiere nicht (Abb. 7). Pseudoscorpiones spinnen (meist) kleine Nester, in denen sich das „brütende" Weibchen verbirgt. Auch manche actinotriche Milben besitzen Spinnvermögen und benutzen dieses zum Schutz der Eier. So überspinnen wenigstens manche Spinnmilben ihre Eier. Innerhalb der Schnabelmilben ist das von der Gattung *Spinibdella* bekannt geworden (ALBERTI 1973; EVANS 1992; ALBERTI & COONS 1999).

5.2 Entwicklung zur Viviparie

Die Produktion von Nährsekreten, die z.T. in Brutbehältern dargeboten werden, mit denen die Jungtiere der Pseudoskorpione von dem Muttertier versorgt werden, ist bereits eine besonders hochentwickelte Form der Sicherung des Fortpflanzungserfolges. Bei dieser Strategie, die einen hohen Einsatz des Muttertieres bedeutet, kann auf der anderen Seite durch die Reduktion der Zahl der Nachkommen wieder an Aufwand eingespart werden. Noch weiter ist diese Strategie bei den Arten getrieben worden, bei denen die Entwicklung der Nachkommen mehr oder weniger in das Muttertier hineinverlegt wurde, d.h. Viviparie evolvierte. Alle möglichen Stufen sind bei Spinnentieren zu beobachten. So können z.B. Eier abgelegt werden, in denen die Embryonalentwicklung weit fortgeschritten ist (embryonierte Eier), z.B. Dermanyssina innerhalb der anactinotrichen Milben. Bei diesen tritt immer nur ein Ei in einen speziellen Teil des Oviduktes, den sogenannten Uterus, ein und wird da weiterentwickelt. Erst nach Ablage dieses relativ sehr großen, embryonierten Eies wird das nächste Ei aus dem Ovar entlassen (ALBERTI & COONS 1999; WALTER & PROCTOR 1999; ALBERTI 2002a, b). Viele Oribatiden (Moosmilben) legen Eier ab, die eine sogenannte Prälarve, ein stark reduziertes Jugendstadium, oder schon eine Larve enthalten. Hierbei handelt es sich also um Prälarviparie oder Larviparie. Besonders kompliziert ist die Entwicklung bei Skorpionen, bei denen die Entwicklung von dotterreichen oder von dotterarmen Eiern ausgehen kann (MORITZ 1993; FARLEY 1999). Im ersten Fall wird die Embryonalentwicklung vom Dottervorrat der Eier getragen (lecitotrophe Viviparie) aber meist treten noch ma-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

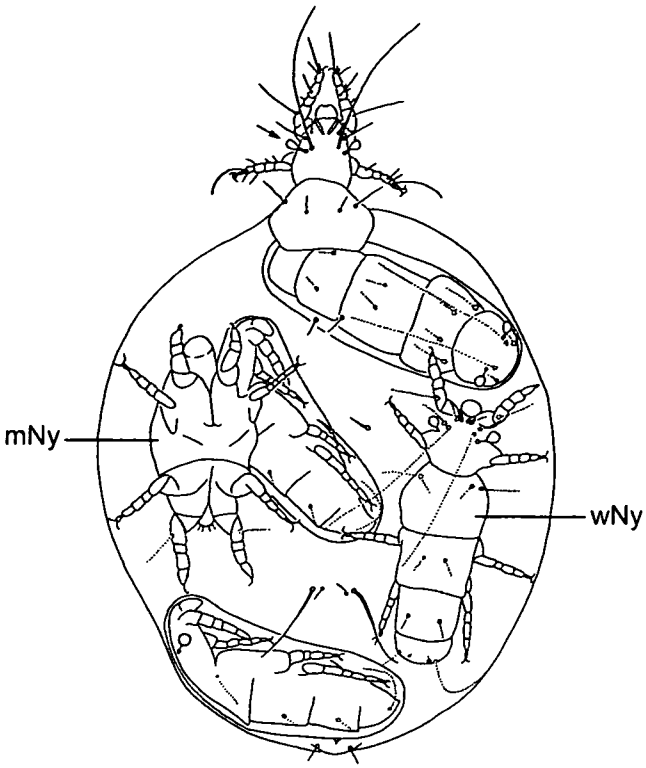


Abb. 45: Physogastrisches Weibchen der actinotrichen Milbenart *Siteroptes graminum* (Tarsonemina, Pyemotidae). Im stark geschwollenen Weibchen haben sich vier geschlechtsreife weibliche und eine männliche Nymphe entwickelt, die noch innerhalb der Mutter kopulieren werden. Der Pfeil zeigt zu einem Trichobothrium (nach RACK 1972). **Abk.**: mNy = männliche Nymphe; wNy = weibliche Nymphe.

ternale Nährstrukturen hinzu, die es ermöglichen, dass der Embryo sich weitgehend in der Mutter entwickelt. Im Gegensatz dazu ist der zweite Fall zu sehen, bei dem die Entwicklung vollkommen und direkt vom Muttertier ermöglicht wird, in dem besondere Nährstrukturen ausgebildet werden (matrotrophe Viviparie; GREVEN 1995). Bei den Diplocentridae und Scorpionidae entstehen im Ovar an den oben genannten Follikeln Ernährungsstrukturen, über die der Embryo mit Nährstoffen versorgt wird. In allen Fällen werden bei Skorpionen aber Jungtiere geboren, die noch nicht voll entwickelt sind, d.h. sie müssen sich erst noch einmal häuten, um selbst Nahrung erbeuten zu können. Ähnlich unvollkommen entwickelte Jungtiere schlüpfen bei den Uropygi, Amblypygi, Araneen und Solifugen (THALER 1982; MORITZ 1993). Ein anderes Extrem ist bei manchen Milben aus der Gruppe der Tarsonemina zu beobachten (Abb. 45). Hier gibt es die Möglichkeit, dass die Jugendentwicklung außerhalb der Mutter so stark verkürzt wird, dass aktive, geschlechtsreife Tiere geboren werden (RACK 1959, 1967, 1972). Feinstrukturelle Untersuchungen über mögliche Besonderheiten im Genitalsystem dieser merkwürdigen Milben sind bisher nicht durchgeführt worden.

Die Entwicklung großer Eimassen (z.B. bei Schildzecken) oder großer Jungtiere wie im letzten Beispiel wird dadurch möglich, dass der Hinterkörper dieser Muttertiere extrem dehnbar ist und somit diese Tiere das Phänomen der Physogastrie zeigen (ALBERTI & COONS 1999, COONS & ALBERTI 1999).

6 Speziellere Besonderheiten

Eine Reihe von Spinnentieren zeigt einen mehr oder weniger ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus, der durch die unterschiedliche Ausprägung von Körpergröße und -proportionen, unterschiedliche Färbungen oder Strukturen gegeben sein kann. So gibt es bei Spinnen z.B. extreme Zwergmännchen (bzw. Riesenweibchen), z.B. in den Gattungen *Nephila* und *Argiope*. Die unterschiedliche Ausstattung mit Übertragungsorganen bzw. Empfangsorganen sorgt häufig ebenfalls für starke Unterschiede. Derartige Strukturen wurden bereits oben besprochen.

Eine eigenartige Entwicklung hat jedoch zu verschiedenen Männchentypen innerhalb einer Art geführt (Andropolymorphismus). Dieses Phänomen ist am bekanntesten von manchen Spinnen (z.B. VANACKER et al. 2003) und Milben aus den verschiedensten Gruppen (bestimmte Gamasida, Actinedida und Acaridida) und soll hier nur kurz erwähnt werden. Bis zu vier Männchentypen können auftreten. Dies ist z.B. bei Rhizoglyphidae (Acaridida) der Fall. Unter diesen gibt es einen besonders kräftigen Männchentyp (pleomorphe Männchen), die besonders aggressiv auf andere Männchen der gleichen Art reagieren. Diese werden attackiert und getötet. Pleomorphe Männchen entwickeln sich nicht in dichten Kolonien. Das wird so interpretiert, dass pleomorphe Männchen sich am ehesten bei geringen Individuendichten durchsetzen können, während die friedlicheren Männchen mehr Erfolg in dichten Populationen haben, in denen die aggressiven Männchen permanent kämpfen würden (ALBERTI & COONS 1999; WALTER & PROCTOR 1999).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

7 Evolutionsbiologische Betrachtungen

In den vorstehenden Abschnitten haben wir bereits eine ganze Reihe von Hinweisen zur evolutionsbiologischen Bedeutung von Strukturen oder Verhaltensweisen, die mit diesen verknüpft sein können, gegeben. Diese Sichtweise, die auf die Bewertung der Selektions-Vor- und -Nachteile von bestimmten Eigenschaften gerichtet ist und somit eine Interpretation der Organismen über die Zeit ermöglicht, kann hier nicht erschöpfend behandelt werden.

Hierbei müssen im Sinne DARWINs (1882) Mechanismen der natürlichen Selektion beachtet werden, wie sie eingangs angedeutet wurden (z.B. Konkurrenz um die Ressourcen, Selektion der erfolgreichsten Variante). Aber auch die bereits von DARWIN (1882) als ein besonderer Motor der Evolution erkannte sexuelle Selektion spielt eine große Rolle. Hierbei sind die folgenden Situationen zu beachten (WALTER & PROCTOR 1999; s. auch STORCH et al. 2001):

a) Konflikte zwischen gleichgeschlechtlichen Individuen einer Art (intrasexuelle Konkurrenz);

b) Attraktion zwischen Individuen verschiedenen Geschlechts einer Art (Weibchenselektion, Männchenselektion);

c) Konflikte zwischen Individuen verschiedenen Geschlechts einer Art (intersexuelle Konkurrenz).

a) **Intrasexuelle Konkurrenz**: Wie eingangs dargestellt, sind die verschiedenen Fortpflanzungssysteme über lange Zeiträume evolviert und haben sehr spezifische und meist komplexe Resultate erbracht. Dabei sind es letztlich die Gene, die die Informationen für die Realisation dieser Resultate in die nächste Generation vermitteln. Jedes Individuum muss demnach bestrebt sein, seinen Genen zur Durchsetzung zu verhelfen, was zunächst bedeutet, dass die Produktion von hochwertigen Gameten optimiert wird. Dieses Prinzip führt zwangsläufig aber auch zu Konflikten zwischen den Individuen gleichen Geschlechts, d.h. zur Konkurrenz um Fortpflanzungspartner, die v.a. von Männchen bekannt sind und u.U. mit Kämpfen zur Ausschaltung von Konkurrenten einhergehen. Dies hat häufig zur Ausbildung von besonderen Strukturen (Kampf- oder Imponierwerkzeuge: z.B. mächtige Palpen bei Amblypygi-Männchen) also sekundären Geschlechtsmerkmalen geführt. Auch die Entstehung der verschiedenen Männchentypen bei den oben genannten Milben kann vielleicht mit diesem Konflikt begründet werden. Eine andere Strategie ist das Sichern von Weibchen durch verschiedenste Verhaltensweisen (Bewachen vor der Geschlechtsreife; Bewachen nach der Kopulation, Anbringen von Sekreten am Weibchen, die das Kopulieren mit einem zweiten Männchen verhindern; Beseitigen von Spermien eines Vorgängers usw.). Im Prinzip konkurrieren also Spermien verschiedener Männchen um den Befruchtungserfolg, weshalb man von Spermienkonkurrenz spricht (PARKER 1970, 1984; SMITH 1984). Diese hat natürlich ebenfalls ihre strukturellen und verhaltensbiologischen Konsequenzen: z.B. Mechanismen der Effektivitätssteigerung der Übertragungsstrukturen (Komplikation der Spermatophorenstruktur, der Kopulationsapparate incl. Neuerwerbung von bestimmten Spermienübertragungswegen, Andockstrukturen zur Sicherung von Weibchen-Nymphen usw.).

Eine Rolle für den Erfolg des Männchens spielt dabei natürlich auch das Weibchen, welches als Gegenpart fungiert. Hierbei ist z.B. der Bau der empfangenden Organe wichtig (AUSTAD 1984). Sind sie z.B. in Richtung auf die Eizellen durchgängig (tubulär) oder nicht (d.h. sackförmig)? Im ersteren Fall ist wahrscheinlich das erste Männchen, welches zum Zuge kommt, erfolgreich. Deshalb sollte das Männchen sich ein jungfräuliches Weibchen sichern (z.B. durch Bewachen oder Andocken). Sicher wäre es auch von Vorteil, wenn die Spermien möglichst tief im Weibchen deponiert würden, so dass sie nicht mehr durch die eines Folgemännchens „überholt" werden können oder auch nicht mehr beseitigt werden könnten. Derartige Strategien könnten die Evolution der extremen, langen und feinen Emboli von manchen Spinnenmännchen erklären. Ein Ausräumen oder Zerstören von Spermien durch ein Folgemännchen aus den Receptacula ist z.B. von Insekten bekannt (SMITH 1984) und könnte eventuell auch bei Spinnen (SCHÄFER & UHL 2002, UHL 2002) oder

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

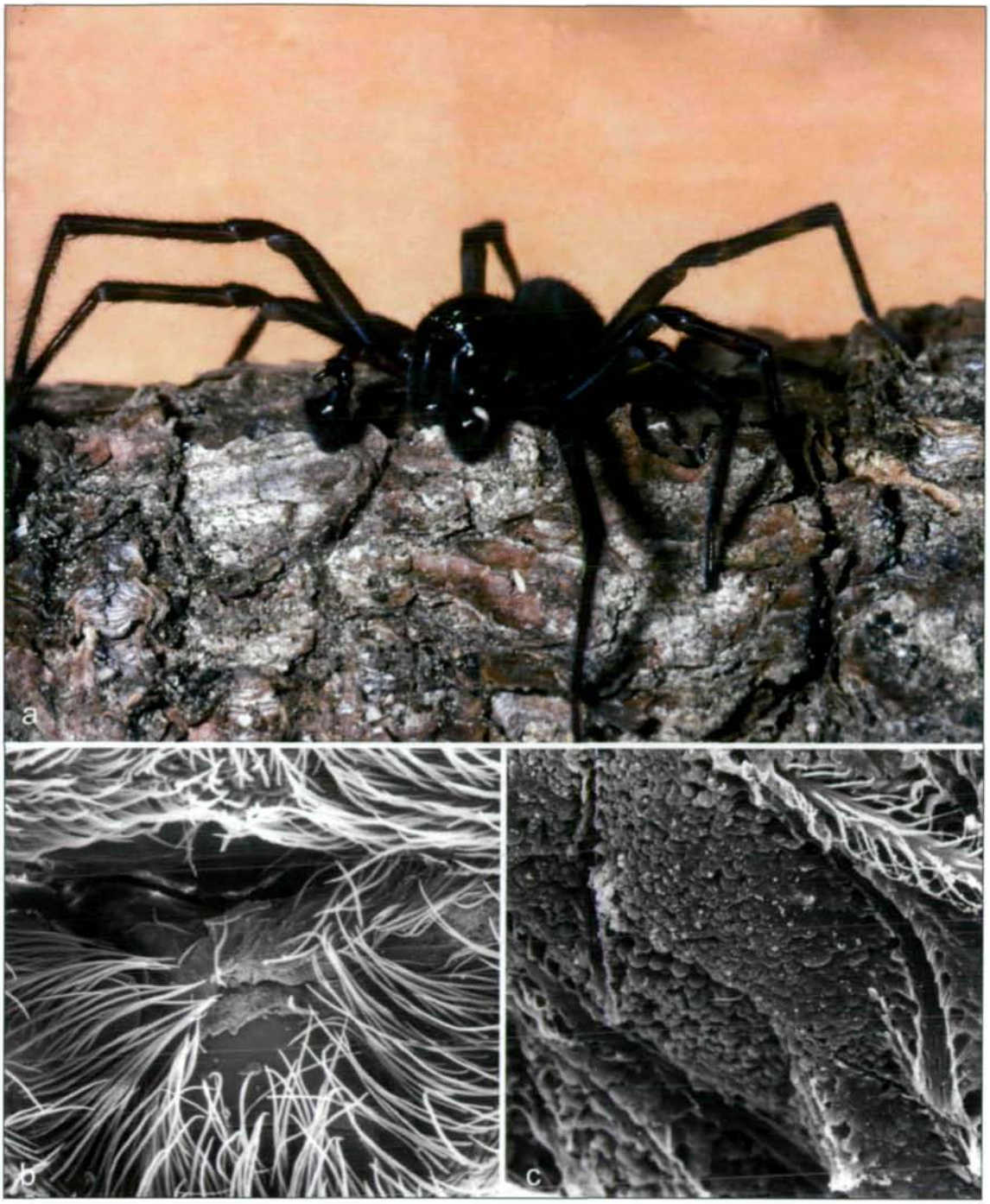


Abb. 46: Einige Spinnenmännchen haben spezielle Drüsen entwickelt, mit deren Sekreten sie die weibliche Begattungsöffnung nach der Kopulation verschließen. Dieses Material ist schon lange als sogenanntes „Befruchtungszeichen" bekannt. Das merkwürdige Verhalten ist vermutlich entwickelt worden, um den Befruchtungserfolg zu sichern und einem nachfolgenden Männchen die Begattung wenigstens zu erschweren. **a**: Beim Männchen der Finsterspinne *Amaurobius ferox* (Amaurobiidae) befinden sich die Drüsen im Bulbus der Pedipalpen. Sie sind hier am linken Bulbus als weißer Fleck zu erkennen. **b** und **c** zeigen, dass das Sekret sich eng an alle Details der Geschlechtsregion anschmiegt und so wirklich ein dichter Verschluss gewährleistet ist. REM: b: 150x (nach SUHM et al. 1996), c: 1430x.

Zecken und Gamasiden (WITALINSKI 1999) eine Rolle spielen. Manche Männchen sichern offensichtlich ihren Begattungserfolg dadurch, dass sie das Weibchen nach der Besamung „versiegeln" (s. Begattungszeichen, „Keuschheitsgürtel"). Derartiges Verhalten ist von einigen Spinnenarten bekannt geworden (Abb. 46; z.B. SUHM et al. 1996; KNOFLACH 2002). Ob abgebrochene Emboli, die nach der Kopulation von *Latrodectus*-Arten (Theridiidae) in den Begattungsgängen verbleiben, nachfolgende Männchen behindern, wird für die verschiedenen Arten unterschiedlich beurteilt (KNOFLACH 2002; UHL 2002; siehe auch den Beitrag KNOFLACH in diesem Band mit weiteren Details).

Im zweiten Fall, z.B. sackförmige Receptacula, könnte es sein, dass das letzte Männchen am erfolgreichsten ist, da die letztdeponierten Spermien wieder als erste das Receptaculum verlassen würden. In einem solchen Fall sollte das erste Männchen das Weibchen nach der Begattung bewachen. Dass man die jeweilige Strategie nicht so

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ohne weiteres aus der Struktur des Empfangssystems ableiten kann, demonstrieren die Spinnmilben mit einem sackförmigen Receptaculum aber „first-male precedence" (CONE 1985). Wie oben gezeigt wurde, penetrieren die Spermien die Wand des Receptaculums! Auch bei den Spinnen differenziert sich das Bild immer mehr über die genannten zwei Extremmöglichkeiten hinaus (UHL 2002).

Bei diesen bisherigen Betrachtungen erscheinen die Weibchen relativ passiv. Das muss aber nicht so sein. So wäre es denkbar und ist sogar wahrscheinlich, dass Weibchen nach der Besamung die Qualität der Spermien überprüfen könnten, dass also eine innere oder kryptische Spermienselektion erfolgt, eventuell mit Hilfe von Sekreten.

b) **Attraktion zwischen den Geschlechtern**: Da beide Geschlechter gleichermaßen ihrem Interesse, ihren Gameten bzw. Genen das Fortkommen in die nächste Generation zu vermitteln, nachkommen müssen, wirken Mechanismen, die es ermöglichen besonders geeignete Partner auszuwählen. Hierbei kann es sich um strukturelle Merkmale handeln, die demonstrieren, dass der Partner mehr als ein anderer geeignet ist (z.B. Körpergröße, Kraft, „attraktive" Bildungen), was also wiederum die Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale fördert. Oder es spielen Verhaltensweisen (natürlich auch wieder mit strukturellen Merkmalen gepaart) eine Rolle (Paarungstänze; Duftsignale; attraktive Stoffe, die geboten werden). Meist wird bei diesen Mechanismen das Männchen als der aktivere Partner angesehen, welches sich anstrengt, um vom Weibchen gewählt zu werden (Weibchenselektion). Dies ist auch meistens der Fall, da das Weibchen in der Regel mehr in die Ei- bzw. Nachkommenproduktion (z.B. durch Brutpflege) investiert. Eizellen stehen wohl immer in geringerer Zahl zur Verfügung als Spermien, so dass es aus Sicht des Weibchens „plausibel" ist, besonders sorgfältig zu wählen. Hierbei kann es schon seine Wahl frühzeitig treffen, d.h. bei Nichtgefallen die Besamung vermeiden (äußere Selektion), oder aber den Weg der kryptischen, inneren Selektion wählen (s.o.), wenn z.B. das empfangene Spermienmaterial nicht „standesgemäß" ist. Auch ist es vorstellbar, dass die Übertragungsstrukturen bei den Partnern jeweils unterschiedlich „ankommen", was die Herausbildung der vielfach bizarren Bildungen, die nicht allein funktionell erklärt werden können, begründen könnte (EBERHARD 1985).

Dies könnte auch für die oft so komplizierten Spermatophoren gelten. Dabei ist das Phänomen der dissoziativen, indirekten Spermatophorenübertragung zu beachten. Mit dieser Strategie erreichen die Männchen in geeigneten Habitaten (z.B. dem Bodenlückensystem) bei hohen Individuendichten, eine hohe Präsenz, indem ihre Spermatophoren praktisch als Stellvertreter fungieren. Die Männchen können ein hohes Maß an Energie in die Produktion dieser Stellvertreter investieren, die bei Arten, die Paarungs-abhängig sind, durch die Suche nach Partnern und u.U. sehr aufwendigen Paarungsspielen verloren geht. Allerdings haben diese Männchen keinen Einfluss mehr auf die Wahl der Weibchen bzw. sie können nicht vermeiden, dass Weibchen auch die Spermatophoren anderer Männchen aufnehmen. Vielfach ist allerdings beobachtet worden, dass Männchen vor dem Absetzen von Spermatophoren bereits stehende Spermatophoren umknicken und damit eventuell die Konkurrenz durch andere Männchen verringern (z.B. WEYGOLDT 1969b; ALBERTI 1974; WITTE 1991; PROCTOR 1992; WALTER & PROCTOR 1999; WITTE & DÖRING 1999).

Interessanterweise meint man festgestellt zu haben, dass die Spermatophoren von Arten mit dissoziativer Spermatophorenabgabe in der Regel einfacher gebaut sind als die solcher Arten, die Paarungen eingehen (EBERHARDT 1985; PROCTOR et al. 1995).

c) **Intersexuelle Konkurrenz**: Die beiden Elternteile (verschiedenen Geschlechts) haben nun jeweils das u.U. gegenläufige Interesse, ihre Gene mit Hilfe ihrer Geschlechtszellen in die nächste Generation zu bringen: Das Männchen möchte in der Regel zum Zuge kommen, das Weibchen u.U. nicht, da „es etwas Besseres erwartet". Männchen tendieren u.U. dazu, möglichst oft zu kopulieren (bzw. besser: zu besamen), während Weibchen strenger (extern oder intern) selektionieren werden.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

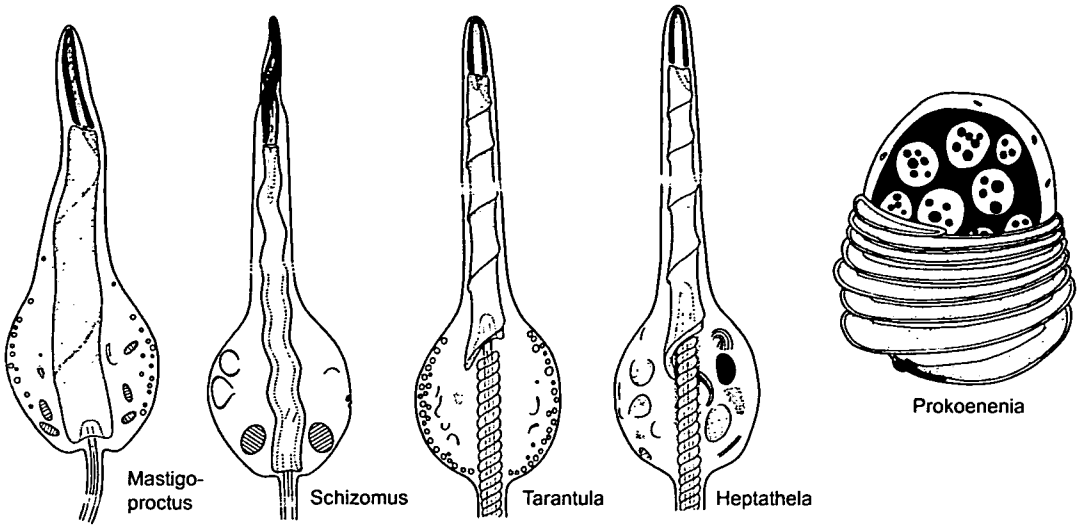


Abb. 47: Schemazeichnungen von Spermatiden von Geißelskorpionen (Uropygi, Thelyphonida: *Mastigoproctus*; Schizomida: *Schizomus*), einer Geißelspinne (Amblypygi: *Tarantula*) und einer ursprünglichen Spinne (Araneae, Mesothelae: *Heptathela*) sowie einem Palpenläufer (Palpigradi: *Prokoenenia*). Es wird deutlich, dass die aflagellaten Keimzellen der Palpigradi, die eine große Vakuole enthalten, stark von den anderen gezeigten, flagellaten, Spermatiden abweichen. Eine verwandtschaftliche Bezeihung, wie sie früher zwischen Uropygi und Palpigradi vermutet wurde, lässt sich nicht belegen. Dagegen lassen sich möglicherweise synapomorphe Übereinstimmungen zwischen den Spermatiden der Geißelspinnen und echten Spinnen aufzeigen: korkenzieherförmiger Zellkern mit peripherem, schraubigem Akrosomfilament, postcentriolärer Kernfortsatz. Die unterschiedliche Anordnung der Mitochondrien bei Uropygi einerseits und Amblypygi und Araneae andererseits ist vielleicht ebenfalls bemerkenswert. Diese Befunde stützen die Annahme einer näheren Verwandtschaft von Amblypygi und Araneae, was bedeuten würde, dass das Taxon „Pedipalpi" (= Uropygi und Anblypygi) paraphyletisch wäre (vgl. Abb. 48) (nach ALBERTI 1990).

Dies bedeutet, dass Männchen vielfach Strukturen oder Verhaltensweisen entwickelt haben, mit denen sie die Weibchen entweder von ihrer Qualität „überzeugen" oder auch anscheinend mit purer Gewalt zum Erfolg kommen (z.B. subtiles Balzverhalten von Spinnen oder manchen Pseudoskorpionen oder „Vergewaltigung" bei Solifugen oder manchen Milben). Letztlich bedeutet auch dieses Phänomen der intersexuellen Konkurrenz, dass sich die Geschlechter in der evolutionären Herausbildung von Strukturen oder Verhaltensweisen gegenseitig konfliktartig beeinflussen: Während das Männchen unbedingt den Erfolg anstrebt, ohne vom Weibchen darin kontrolliert werden zu wollen, muss das Weibchen bestrebt sein, gerade diese Kontrolle zu behalten. Der Mechanismus der intersexuellen Konkurrenz kann vielleicht am ehesten die Ausbildung sekundärer Kopulationsporen oder Geschlechtswege erklären.

Vor diesem hier nur partiell aufzeigbaren Hintergrund, der obwohl manchmal vermenschlichend dargestellt, nicht einfach auf den Menschen übertragbar ist, da in dem von uns betrachteten tierischen Systemen eine ethisch-moralische Dimension, wie sie dem Menschen eigen ist oder sein sollte, fehlt, möchten wir zwei Beispiele betrachten, die einmal Probleme der Evolution von Genitalsystemen im Verwandtschaftsbereich der Spinnen darstellt. Zum anderen wollen wir uns den anactinotrichen Milben zuwenden, welche besonders detailliert untersucht wurden.

Grundsätzlich ist wohl davon auszugehen, dass bei den Spinnentieren die indirekte Spermatophorenübertragung mit Paarung das ursprüngliche Verhalten darstellt. Paarung gibt es generell bereits bei den nächsten Verwandten der Arachnida, den Xiphosura, und auch bei den ursprünglichsten Vertretern, den Skorpionen. Darüberhinaus kommt sie in allen Großgruppen wenigstens in manchen Taxa vor, soweit das Fortpflanzungsverhalten bekannt ist.

Das Pedipalpi-Problem: Es gibt wohl generelle Übereinstimmung darin, dass Uropygi, Amblypygi und Araneae nahe miteinander verwandt sind (WEYGOLDT & PAULUS 1979a, b; HAMMEN 1989; MORITZ 1993; WEYGOLDT 1999, 2000; GIRIBET et al. 2002). Die feinere Zuordnung der drei Gruppen zueinander ist jedoch unklar.

Amblypygi und Uropygi (= Thelyphonida und Schizomida) besitzen eingerollt-flagellate Spermien, die wie die der Spinnen ein 9x2+3 Axonema zeigen (Abb. 14). Im einzelnen gibt es Besonderheiten. So zeigen die Amblypygi-Spermien spezielle Übereinstimmungen mit denen der Spinnen dadurch, dass der Zellkern in sich korkenzieherförmig gedreht ist und sich über die Axonemabasis hinweg verlängert (Abb. 47). Diese Übereinstimmungen könnten ein Hinweis dafür sein, dass die Spinnen und Geißelspinnen Schwestergruppen sind und damit die monophyletische Gruppe der Labellata mitbegründen (WEYGOLDT & PAULUS 1979a, b; ALBERTI 1990, 2000, im

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

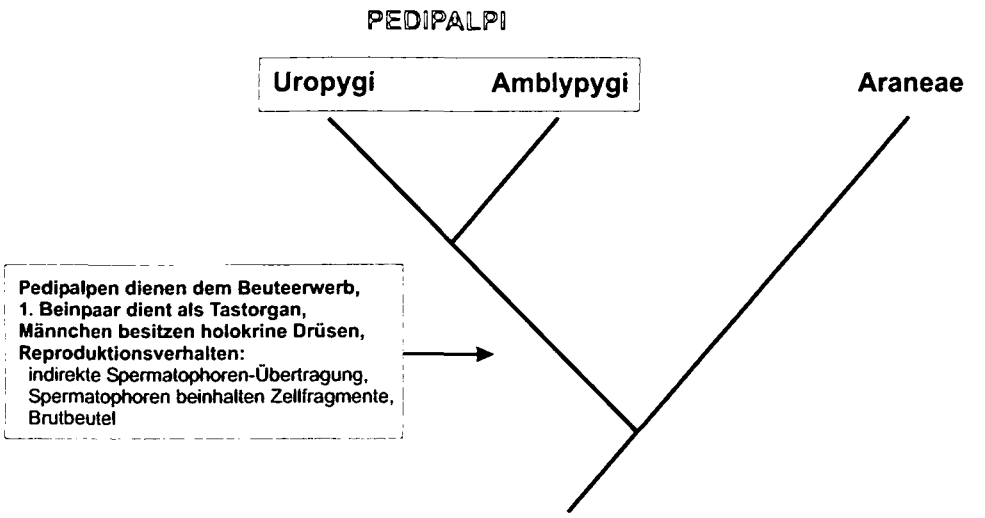
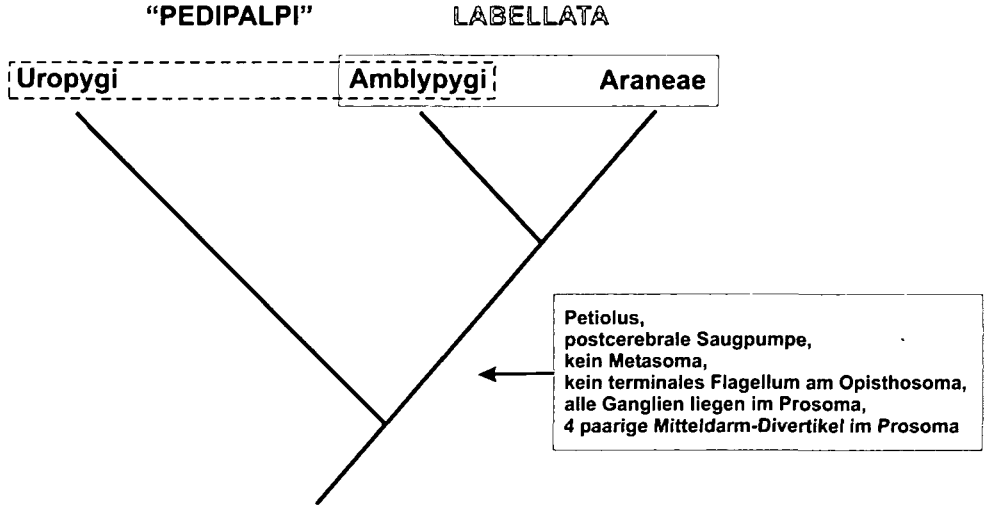


Abb. 48: Darstellung der diskutierten, alternativen Verwandtschaftsbeziehungen von Uropygi, Amblypygi und Araneae mit einigen, die Alternativen möglicherweise jeweils stützenden Merkmalen (nach ALBERTI im Druck).



Druck). Dies würde umgekehrt bedeuten, dass das vielfach genannte Taxon „Pedipalpi", welches die Uropygi und Amblypygi umfasst, paraphyletisch ist (Abb. 48). Nun gibt es aber natürlich auch Übereinstimmungen, die die Pedipalpi begründen könnten: z.B. zeigen beide Gruppen indirekte Spermatophorenübertragung und eine Brutpflege, bei der Sekretbehälter gebildet werden (s.o.). Ersteres kann man sicher als ursprüngliches Merkmal (Plesiotypie) und damit als wenig aussagekräftig abtun. Das Merkmal Sekretbehälter ist schwieriger zu entkräften. Da es auch bei den Pseudoskorpionen vorkommt, könnte es ebenfalls ursprünglich sein oder es müsste als Konvergenz gewertet werden. Ein besonderes Problem stellen auch die eigenartigen Ausbildungen der Geschlechtsorgane bei den Männchen dar. Hier kommen akzessorische Drüsen vor, deren Sekret holokrin, d.h. in Form von ganzen Zellen, abgegeben wird (Abb. 49). Diese Zellen entwickeln sich in Zysten-ähnlichen Aggregaten (Abb. 50). Diesen Drüsentyp gibt es bei keiner anderen Arachnidengruppe, also auch nicht bei den Spinnen. Man könnte also hier eine mögliche starke Synapomorphie vermuten. Allerdings liegen die Drüsen bei den Uropygi dorsal, dagegen bei den Amblypygi ventral. Die Hoden liegen entsprechend jeweils ventral (Uropygi) bzw. dorsal (Amblypygi). Nun gibt es Hinweise, wonach bei den Amblypygi diese Drüsen aus der Hodenanlage hervorgehen (WEYGOLDT 1975). Wegen der großen

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

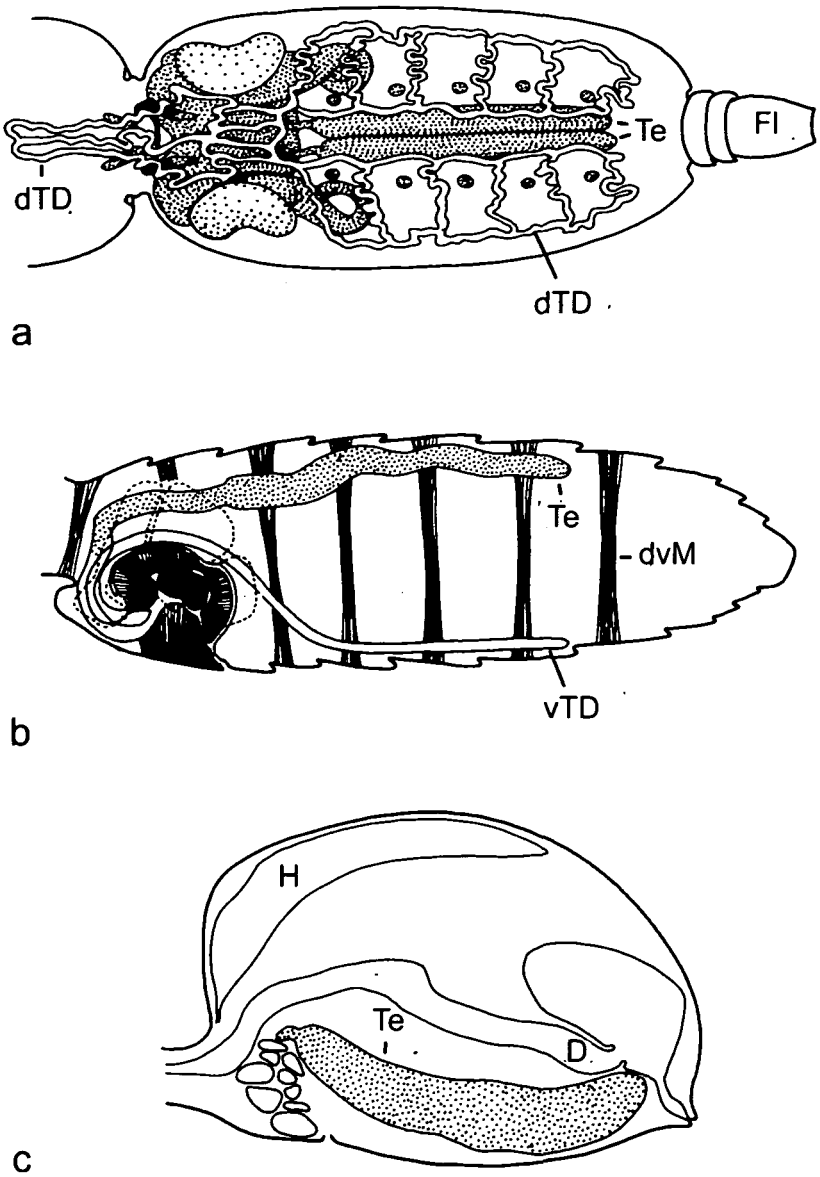


Abb. 49: Darstellung der inneren Geschlechtsorgane von **a**: Uropygi (Rückenansicht), **b**: Amblypygi (Seitenansicht) und **c**: Araneae (Seitenansicht). Beachte die unterschiedliche Lage von dorsalen (dTD) und ventralen (vTD) akzessorischen (holokrinen) Drüsen und die jeweils unterschiedliche Lage der Hoden. Araneae besitzen derartige Drüsen nicht (nach Alberti im Druck). **Abk.**: D = Darmrohr; dTD = dorsale akzessorische Drüse; dvM = dorsoventrale Muskulatur; Fl = Flagellum; H = Herz; Te = Hoden; vTD = ventrale akzessorische Drüsen (nach versch. Autoren aus Alberti im Druck).

Ähnlichkeit im histologischen Aufbau, ist anzunehmen, dass das auch für die Uropygi gilt, obwohl das noch nachgewiesen werden müsste. Wenn das aber so wäre, könnte man annehmen, dass eine unterschiedliche Differenzierung eines ursprünglich verzweigten Hodens bei den beiden Gruppen zu den beiden verschiedenen Ergebnissen geführt hätte, dass also auf zwei Wegen diese holokrinen Drüsen konvergent entstanden wären. Man könnte die ausgestoßenen Zellen als prämeiotisch (vor der Meiose) hochdegenerierte generative Zellen ansehen, die quasi als Hilfszellen in die Spermatophorenbildung eingehen. Die Verhältnisse bei *Siro* (s.o.) mit den dimorphen Spermien zeigen, dass so etwas bei Spinnentieren durchaus denkbar wäre. In der Evolution der Spinnen wurde die indirekte Spermatophorenübertragung entweder aufgegeben oder nie realisiert (letzteres ist die eher unwahrscheinliche Alternative). Sie haben daher eine einheitliche (ventrale) Hodenanlage, die nur Spermien hervorbringt (Abb. 51).

Evolution der Genitalstrukturen bei anactinotrichen Milben: Wie weiter oben dargestellt wurde, unterscheiden sich die beiden Hauptgruppen der Acari, Anactinotrichida und Actinotrichida u.a. massiv in ihrer Spermienmorphologie (Abb. 19). Die Anactinotrichida, die hier allein betrachtet werden, zeigen einen sogenannten Vakuolentyp, der hochkompliziert ist und in allen Gruppen vorkommt (Abb. 19, 20a, b, 42). Nur innerhalb der Gamasida wird dieser Typ abgewandelt und z.T. stark vereinfacht. Interessanterweise ist dieser Vakuolentyp korreliert mit einem Genitalsystem, das als ursprünglich angesehen werden muss. Im männlichen Geschlecht findet man paarige Vasa deferentia, einen unpaaren Ductus ejaculatorius sowie akzessorische Drüsen. Die Geschlechtsöffnung liegt im Bereich der ventralen Körpermitte, die Cheliceren der Männchen ähneln denen der Weibchen (bei den letzten beiden Punkten gibt es einige Ausnahmen). Im weiblichen Geschlecht gibt es ein tubuläres Ovar, von dem zwei Ovidukte ausgehen, die zu einem unpaaren Uterus verschmelzen. Die Geschlechtsöffnung liegt ventral in Höhe des vierten Beinpaares und dient als Eiablage- und Begattungsöffnung (Tocospermie). Innerhalb der Gamasida findet man diese Merkmale bei den Sejina, Uropodina, Epicriina und Zerconina. Dagegen sind die Parasitina und Dermanyssina im weiblichen Geschlecht durch einen unpaaren Ovidukt gekennzeichnet, der von einem massiven Ovar, das mit einem Nährteil versehen ist (s.o.), ausgeht. Akzessorische Drüsen sind vorhanden. Die Männchen besitzen paarige Vasa deferentia, die in einen unpaaren Ductus ejaculatorius übergehen. Die Geschlechtsöffnung liegt weit vorn, prästernal. Es gibt akzessorische Drüsen. Die Männ-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

chen besitzen modifizierte Cheliceren, die der Spermatophorenübertragung dienen (s.o.). Bei den Parasitina besitzt der Digitus mobilis ein schlitzförmiges Spermatotrema, bei den Dermanyssina findet sich ein fingerförmiger Anhang der Spermatodactylus (Abb. 2d, 52). Lange war umstritten, ob die Dermanyssina, die umfangreichste Gruppe innerhalb der Gamasida, ein Monophylum darstellen oder nicht und ob die externen Bildungen homolog seien. Zu diesen gehört nämlich auch das Auftreten von paarigen Kopulationsporen, die in der Nähe des vierten Beinpaares liegen (Podospermie). Die ursprüngliche ventromediane Geschlechtsöffnung dient nur der Eiablage. Die Übereinstimmungen in der inneren Anatomie und Feinstruktur der Hauptkomponenten lässt es als sehr sicher erscheinen, dass trotz gewisser Unterschiede in den einzelnen Gruppen die Dermanyssina eine monophyletische Gruppe darstellen. Insgesamt lässt sich wahrscheinlich machen, dass das Genitalsystem der Dermanyssina aus dem ursprünglichen System, wie es bei Opilioacarida, Ixodida, Holothyrida und den genannten Gruppen der Gamasida sicher erkennbar ist, gemäß der Abb. 53 entstanden ist. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass eine bislang rätselhafte Gamasidengruppe, die Arctacarina sich in dieses Schema vermutlich einfügen lässt (ALBERTI & KRANTZ im Druck). Weitere Gamasidengruppen werden z.Zt. untersucht, so dass dieses Schema sich noch verfeinern wird.

Evolutionsbiologisch von besonderem Interesse ist die Entstehung eines fast völlig modifizierten Genitalsystems bei den Dermanyssina über Arctacarina und Parasitina als mögliche Repräsentanten von Zwischenformen. Ein Szenario, welches die Entwicklung dahin erklären könnte, lässt sich vor dem Hintergrund der oben dargestellten Aspekte wie folgt beschreiben:

Durch die Entwicklung eines Nährteiles wurde das Ovar effektiver, aber auch massiv. Damit war der Weg der Spermien, die ursprünglich den Ovidukt aufwärts wanderten, zu den Oocyten verlegt. Die Spermien mussten nun weibliches Gewebe aktiv über längere Strecken penetrieren. Bei den Parasitina wurde dies weitgehend dadurch vermieden, dass die Spermien aus dem Genitaltrakt ausbrechen und in die Leibeshöhle eindringen, über die sie das Ovar erreichen. Die Spermien, die für diesen Weg evolviert waren, sind nicht mehr vom Vakuolen- sondern vom Bändertyp. Damit wurde auch eine Kontrolle der Spermien durch das Weibchen im Sinne der kryptischen Selektion verringert.

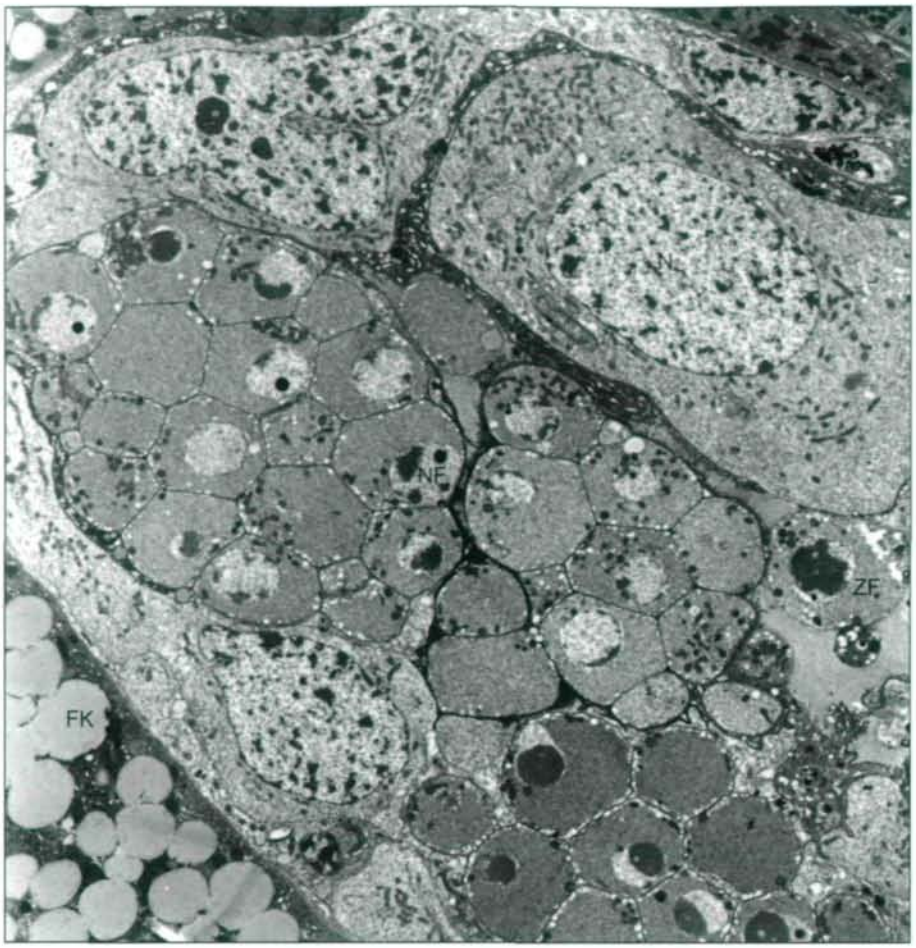


Abb. 50: Aspekt der dorsalen akzessorischen Drüse des Zwerggeißelskorpions *Schizomus palaciosi* (Uropygi, Schizomida). Aus den großen peripheren Zellen mit jeweils großen Zellkernen entstehen durch Zerfall der Zellen und der Kerne kernfragmenthaltige Zellbruchstücke, die als Sekret ausgeschieden werden. Beachte den Aspekt, der unterschiedlich weit entwickelten Sekretbildung, der an die Zysten der Spermatogenesestadien im Arachnidenhoden erinnert (vgl. Abb. 9a, 10a). TEM: 3150x. **Abk.**: FK = Fettkörper; N = intakter Zellkern einer Ausgangszelle der Sekretbildung; NF = Kernfragment in einem Zellfragment; ZF = isoliertes Zellfragment, das zur Abgabe bereit ist.

Der Mechanismus der Spermatophorenübertragung wurde möglicherweise effektiver dadurch gestaltet, dass die Männchen besondere Strukturen an den Cheliceren entwickelten, die die Manipulation der Spermatophoren verbesserten. Die männliche Geschlechtsöffnung wurde nach vorn verlegt, um die Handhabung der Spermatophore unter Einsatz dieser Spezialisierungen zu erleichtern.

Wegen heftiger intraspezifischer Konkurrenz der Männchen um Weibchen kam es zu einer traumatischen Spermatophorenübertragung durch Penetration der Kutikula im Bereich des vierten Beinpaares. Dadurch erreichten die Männchen, die diese Penetration schafften, einen Vorsprung vor Männchen, die den konventionellen Weg

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

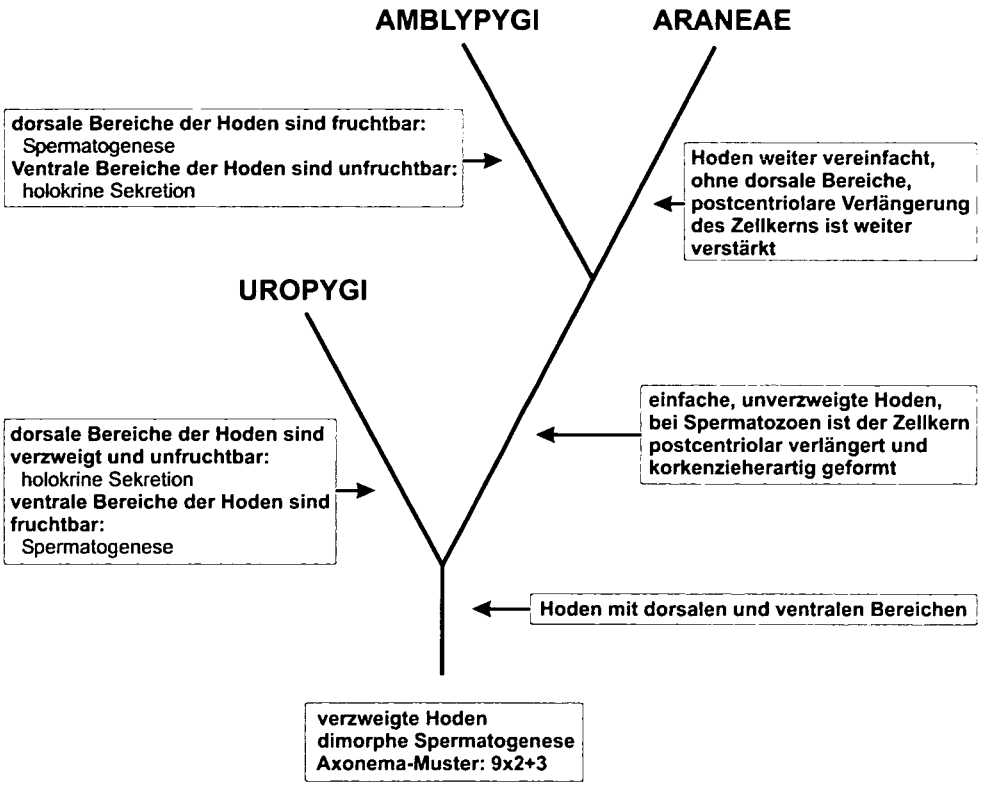


Abb. 51: Hypothetische Abfolge von evolutionären Schritten, die zur gegenwärtigen Merkmalsverteilung innerhalb der Megoperculata führen könnte. Hiernach wären die Pedipalpi eine paraphyletische Gruppe (nach ALBERTI im Druck).

über die Geschlechtsöffnung beibehielten, und setzten sich schließlich durch. Für die Bänderspermien, die bereits für die Penetration von weiblichem Gewebe und die Wanderung durch die Leibeshöhle modifiziert waren, ergab sich keine größere Belastung. Durch diesen (hypothetischen) neuen Weg war aber das Weibchen nahezu vollkommen einer Kontrolle im Sinne des interspezifischen Konfliktes beraubt, insbesondere was die innere Selektionsmöglichkeit anging. Konsequenterweise entstand nun ein neues Spermienleitsystem, welches den Zugang zu den weiblichen Gameten kanalisierte und wieder unter Kontrolle des Weibchens brachte. Dieses System stellt sich z.Zt. im Bereich der Dermanyssina in zwei Haupttypen dar, dem laelapiden (z.B. *Varroa destructor)* und dem phytoseiiden Typ (z.B. *Phytoseiulus persimilis)* (ALBERTI & HÄNEL 1986, ALBERTI 1988b, ALBERTI 2000, 2002a, b, DI PALMA & ALBERTI 2002).

Interessanterweise gibt es bei einigen Heterozerconina, einer weiteren Gruppe von Gamasida, ein ähnliches System, das aber sehr sicher konvergent zu dem der Dermanyssina entstanden ist (ALBERTI 2002a, b, ALBERTI et al. im Druck; GERDEMAN im Druck). Wegen der anzunehmenden hohen intraspezifischen Konkurrenz der Männchen und der (schon bei den in Bezug auf die Fortpflanzungssysteme ursprünglicheren Formen) Verwendung des Gnathosomas bei der Spermatophorenplatzierung ist es nicht verwunderlich, dass hier ähnliche Ergebnisse erzielt wurden.

8 Dank

Für technische Hilfe bei der Erstellung des Manuskriptes danken beide Autoren Frau I. RANKER (Universität Heidelberg) und Herrn Dipl.-Biol. G. TALARICO (Universität Greifswald) sehr herzlich. P. M. dankt darüber hinaus der Studienstiftung des Deutschen Volkes für die Unterstützung.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

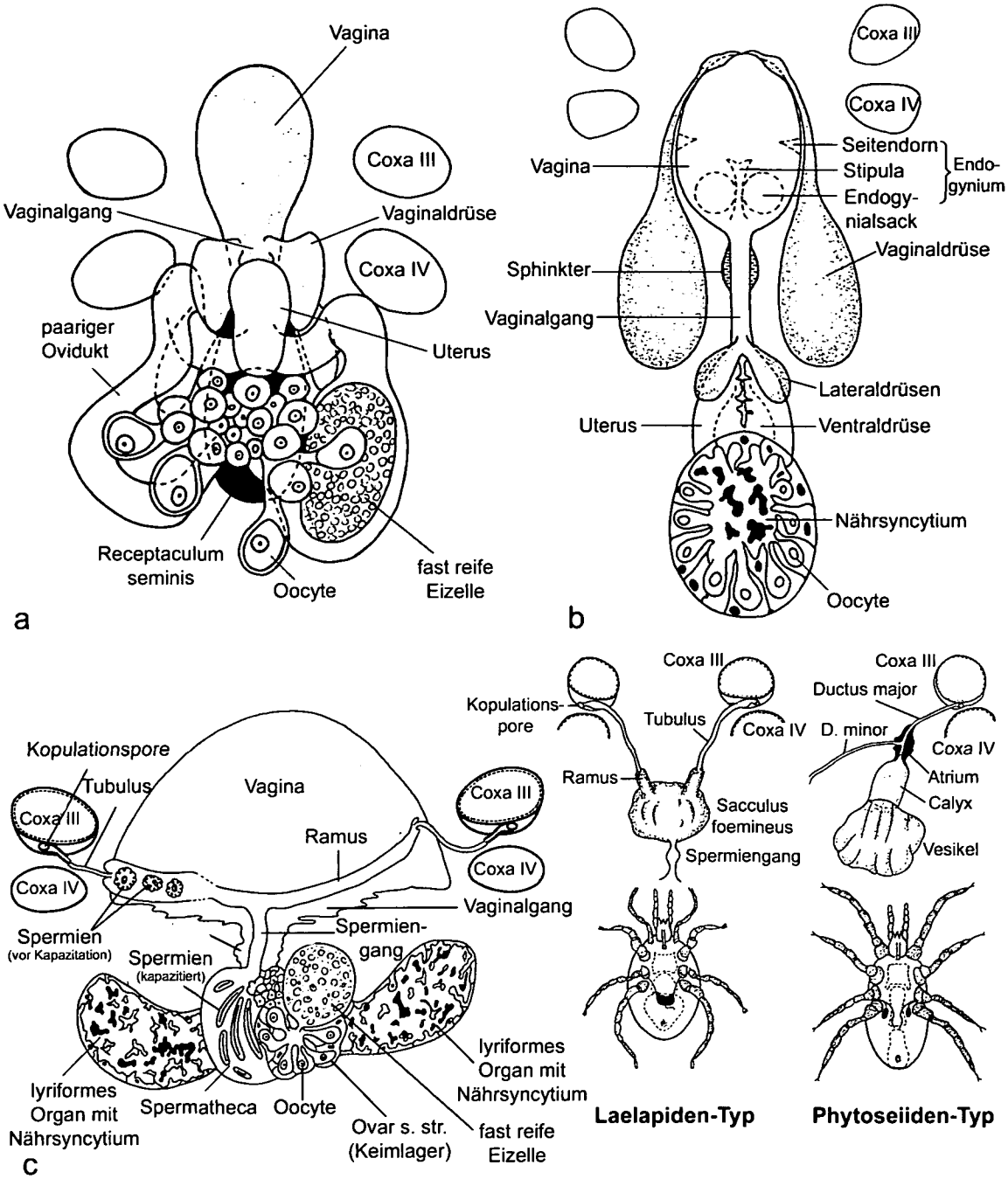


Abb. 52: Übersicht über die weiblichen Genitalsysteme innerhalb der Gamasida (Anactinotrichida) (a, b, c-links: Rückenansichten, c-rechts Bauchansichten). a: Uropodina (sogenannte Schildkrötenmilben). **b**: Parasitina. **c-links**: Dermanyssina (Laelapiden-Typ). **c-rechts**: Die zwei Typen von Spermienaufnahmesystemen und ihre (schwarz) Lage im Körper der Milben. Beachte in a den Aspekt des tubulären Ovars mit in die Leibeshöhle hineinhängenden Oocyten (vgl. Abb. 21a) sowie den paarigen Ovidukten. In b ist ein massives Ovar entstanden, das ein zentrales, syncytiales Nährgewebe besitzt. Es gibt nur einen unpaaren Ausführgang für die Eizellen (Uterus und Vaginalgang). In c ist das syncytiale Nährgewebe seitlich zum lyriformen Organ ausgezogen. Des weiteren sind seitliche Kopulationsporen und ein Spermienaufnahmesystem entwickelt worden. Dieses tritt in diesem Verwandtschaftsbereich, soweit bisher untersucht, in zwei Typen auf, dem laelapiden und dem phytoseiiden. Beiden Typen ist das lyriforme Organ als Synapomorphie gemein, was das Taxon Dermanyssina unterstützt (nach Alberti 2002b verändert).

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

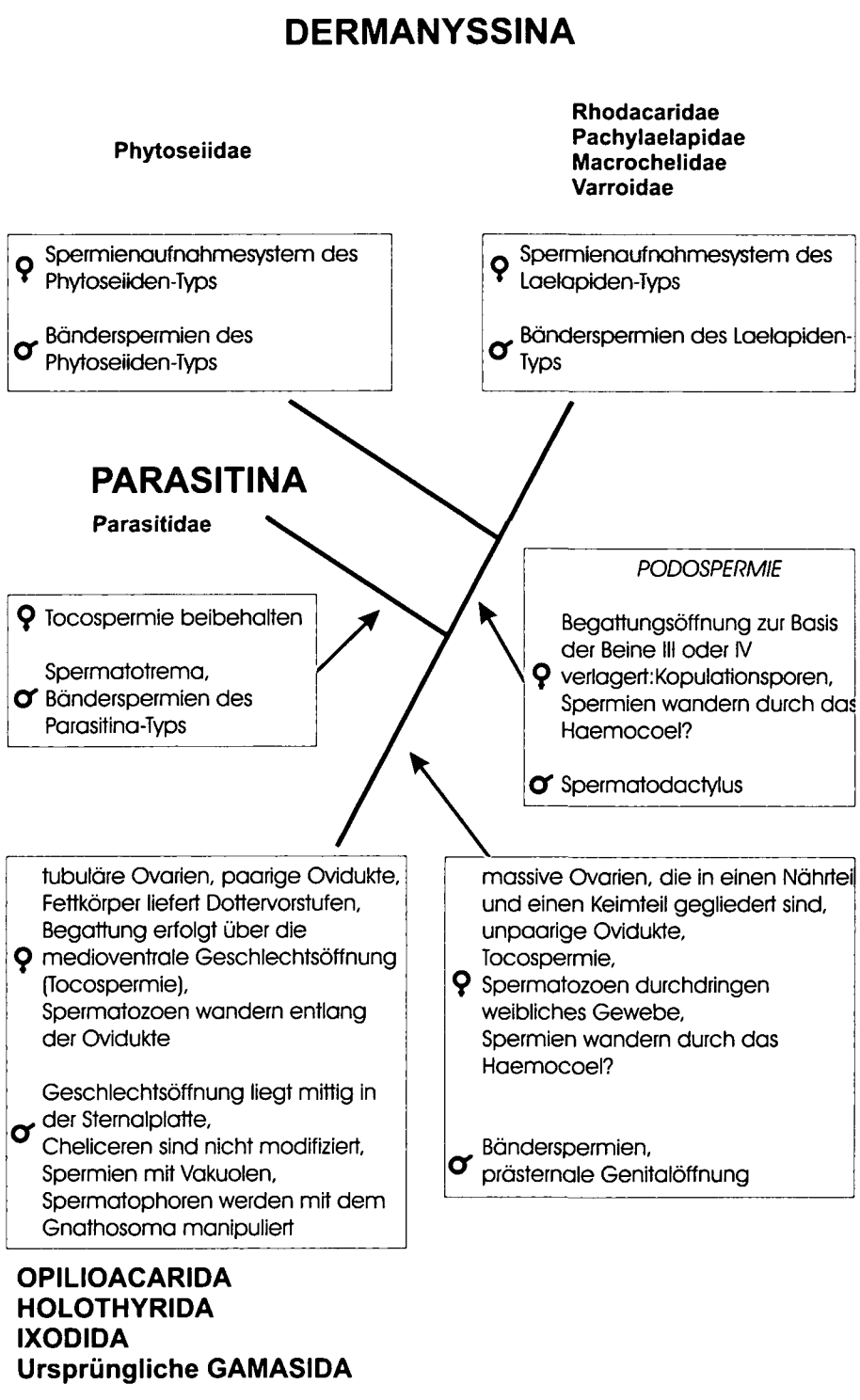


Abb. 53: Hypothetische Abfolge von evolutionären Ereignissen, die die Entwicklung der Genitalsysteme zu den Parasitina und Dermanyssina beschreiben könnte und deren systematische Einordnung in das System der Gamasida bzw. Anactinotrichida mit begründen könnte (nach ALBERTI 2000).

9 Literatur

AHTIAINEN J.J., ALATALO R.V., KOHTIAHO J.S., MAPPES J., PARRI S. & L. VERTAINEN (2002): Sexual selection in the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. — In: TOFT S. & N. SCHARFF (Eds.): European Arachnology 2000. Aarhus Univ. Press, Aarhus: 129–137.

ALBERTI G. (1973): Ernährungsbiologie und Spinnvermögen der Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). — Z. Morph. Tiere **76**: 285–338.

ALBERTI G. (1974): Fortpflanzungsverhalten und Fortpflanzungsorgane der Schnabelmilben (Acarina: Bdellidae, Trombidiformes). — Z. Morph. Tiere **78**: 111–157.

ALBERTI G. (1975) Prälarven und Phylogenie der Schnabelmilben (Bdellidae, Trombidiformes). — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **13**: 44–62.

ALBERTI G. (1980a): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytogenese der Milben (Acari): I. Anactinotrichida. — Zool. Jb. Anat. **104**: 77–138.

ALBERTI G. (1980b): Zur Feinstruktur der Spermien und Spermiocytogenese der Milben (Acari). II. Actinotrichida. — Zool. Jb. Anat. **104**: 144–203.

ALBERTI G. (1984): The contribution of comparative spermatology to problems of acarine systematics. — In: GRIFFITHS D.A. & C.E. BOWMAN (Eds.): Acarology VI, I. VIth Intern. Congr. of Acarology, Edinburgh. Ellis Horwood lim. Press, Chichester: 479–490.

ALBERTI G. (1988a): Sperm aggregations in Arachnida. — In: HAUPT J. (Ed.): XI. Europäisches Arachnologisches Colloquium, Berlin 1988. TUB-Dokumentation **38**: 331.

ALBERTI G. (1988b): The genital system of Gamasida and its bearing for phylogenetical considerations. — In: CHANNABASAVANNA G.P. & C.A. VIRAKTAMATH (Eds.): Progress in Acarology. Vol. I. VIIth Intern. Congr. of Acarology, Bangalore, 1986. Oxford & IBH Publ., New Delhi: 197–204.

ALBERTI G. (1990): Comparative spermatology of Araneae. — Acta Zool. Fennica **190**: 17–34.

ALBERTI G. (1991a): On sperm ultrastructure and systematics of Arachnida with special emphasis on Araneae and Acari. — In: BACCETTI B. (Ed.): VI. Intern. Congr. Spermatology: Comparative Spermatology 20 Years After, Siena 1990. Serono Symp. Publ. Raven Press Vol. **75**: 929–936.

ALBERTI G. (1991b): Spermatology in the Acari: Systematic and functional implications. — In: SCHUSTER R. & P.W. MURPHY (Eds.): The Acari: Reproduction, Development and Life-History Strategies. 1st Symp. European Assoc. Acarol., Graz 1988. Chapman & Hall, London: 77–105.

ALBERTI G. (1995): Comparative spermatology of Chelicerata: Review and perspective. — In: JAMIESON B.G.M., AUSIO J. & J.-L. JUSTINE (Eds.): Advances in Spermatozoal Phylogeny and Taxonomy. Mém. Mus. nat. Hist. nat. **166**: 203–230.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ALBERTI G. (2000): Chelicerata. — In: JAMIESON B.G. M. (Ed.): Progress in Male Gamete Ultrastructure and Phylogeny. In: ADIYODI K.G. & R.G. ADIYODI (Eds.): Reproductive Biology of the Invertebrates. Vol. 9, p.B. Oxford & IBH Publ., New Delhi/Wiley, N.Y. etc.: 311–388.

ALBERTI G. (2002a): Reproductive systems of gamasid mites reconsidered (Acari, Anactinotrichida). — In: BERNINI F., NANNELLI R., NUZZACI G. & E. DE LILLO (Eds.): Acarid Phylogeny and Evolution: Adaptation in Mites and Ticks. Proc. 4th Sympos. EURAAC. Siena, 2000. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 125–139.

ALBERTI G. (2002b): Ultrastructural investigations of sperm and genital systems in Gamasida (Acari: Anactinotrichida) – current state and perspectives for future research. — Acarologia **42**: 107–126.

ALBERTI G. (im Druck): Double spermatogenesis in Chelicerata. — J. Morphol.

ALBERTI G. & L.B. COONS (1999): Acari – Mites. — In: HARRISON F.W. (Ed.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. **8c**. John Wiley & Sons, Inc., New York: 515–1265.

ALBERTI G. & F.A. COYLE (1991): Ultrastructure of the primary male genital system, spermatozoa, and spermiogenesis of *Hypochilus pococki* (Araneae, Hypochilidae). — J. Arachnol. **19**: 136–149.

ALBERTI G. & A.R. CROOKER (1985): Internal anatomy. — In: HELLE W. (Ed.): World Crop Pests. Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol. **IA**. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam: 29–62.

ALBERTI G. & H. HÄNEL (1986): Fine structure of the genital system in the bee parasite, *Varroa jacobsoni* (Gamasida: Dermanyssina) with remarks on spermiogenesis, spermatozoa, and capacitation. — Exp. & Appl. Acarol. **2**: 63–104.

ALBERTI G. & H.-H. JANSSEN (1986): On the fine structure of spermatozoa of *Tachypleus gigas* (Xiphosura, Merostomata). — Int. J. Invertebr. Reprod. Develop. **9**: 309–319.

ALBERTI G. & G.W. KRANTZ (im Druck): Some ultrastructural observations on a species of Arctacaridae (Arctacarina; Gamasida), with remarks on their phylogenetic significance. — Proc. XIth Intern. Congress of Acarology, 2002, Merida, Mexico.

ALBERTI G. & J.G. PALACIOS-VARGAS (1987): Fine structure of spermatozoa and spermatogenesis of *Schizomus palaciosi*, REDDELL and COKENDOLPHER, 1986 (Arachnida: Uropygi, Schizomida). — Protoplasma **137**: 1–14.

ALBERTI G. & V. STORCH (1976a): Spermiocytogenese, Spermien und Spermatophore von Schnabelmilben (Bdellidae, Acari). — Acta Zool. (Stockh.) **57**: 177–188.

ALBERTI G. & V. STORCH (1976b): Ultrastruktur Untersuchungen am männlichen Genitaltrakt und an Spermien von *Tetranychus urticae* (Tetranychidae, Acari). — Zoomorphologie **83**: 283–296.

ALBERTI G. & C. WEINMANN (1985): Fine structure of spermatozoa of some labidognath spiders (Filistatidae, Segestriidae, Dysderidae, Oonopidae, Scytodidae, Pholcidae; Araneae; Arachnida) with remarks on spermiogenesis. — J. Morphol. **185**: 1–35.

ALBERTI G. & G. ZECK-KAPP (1986): The nutrimentary egg development of the mite, *Varroa jacobsoni* (Acari, Arachnida), an ectoparasite of honey bees. — Acta Zool. (Stockh.) **67**: 11–25.

ALBERTI G., AFZELIUS B.A. & S.M. LUCAS (1986): Ultrastructure of spermatozoa and spermatogenesis in bird spiders (Theraphosidae, Mygalomorphae, Araneae). — J. Submicrosc. Cytol. **18**: 739–753.

ALBERTI G., FERNANDEZ N.A. & G. KÜMMEL (1991): Spermatophores and spermatozoa of oribatid mites (Acari: Oribatida). Part II: Functional and systematical considerations. — Acarologia **32**: 435–449.

ALBERTI G., GEGNER A. & W. WITALINSKI (1999a): Fine structure of the genital system in the females of *Pergamasus* mites (Acari: Gamasida: Pergamasidae). — J. Morphol. **240**: 195–223.

ALBERTI G., GEGNER A. & W. WITALINSKI (1999b): Some observations on the fine structure of the vagina of *Pergamasus crassipes* (Pergamasidae, Parasitina, Gamasida). — In: BRUIN J., VAN DER GEEST L.P.S. & M.W. SABELIS (Eds.): Ecology and Evolution of the Acari. Kluwer Academ. Publ., Dordrecht, The Netherlands: 593–601.

ALBERTI G., GEGNER A. & W. WITALINSKI (2000): Fine structure of the spermatophore and spermatozoa in inseminated females of *Pergamasus* mites (Acari: Gamasida: Pergamasidae). — J. Morphol. **245**: 1–18.

ALBERTI G., GERDEMAN B.S. & H. KLOMPEN (im Druck): Fine structure of spermiogenesis and sperm in a heterozerconid mite (Heterozerconidae; Heterozerconina; Gamasida). — Proc. XIth Intern. Cong. Acarol., 2002, Merida, Mexico.

ANGERMANN H. (1957): Über Verhalten, Spermatophorenbildung und Sinnesphysiologie von *Euscorpius italicus* HBST. und verwandten Arten (Scorpiones, Chactidae). — Zeitschr. Tierpsych. **14**: 276–302.

AUSTAD S.N. (1984): Evolution of sperm priority patterns in spiders. — In: SMITH R.L. (Ed.): Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. Academic Press, Orlando: 223–249.

BACCETTI B. & B.A. AFZELIUS (1976): The biology of the sperm cell. — In: WOLSKY A. (Ed.): Monographs in Developmental Biology **10**. S. Karger, Basel: 1–254.

BARTH F.G. (2000): Sinne und Verhalten: Aus dem Leben einer Spinne. — Springer-Verl., Heidelberg: 1–280.

BERNINI F., CARNEVALE G., BAGNOLI G. & S. STOUGE (2002): An early Ordovician oribatid mite (Acari: Oribatida) from the island Öland, Swe-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

den. — In: BERNINI F., NANNELLI R., NUZZACI G. & E. DE LILLO (Eds.): Acarid Phylogeny and Evolution: Adaptation in Mites and Ticks. Proc. 4th Sympos. EURAAC. Siena, 2000. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 45–47.

BERTKAU P. (1877): Über die Übertragungsorgane und die Spermatozoen der Spinnen. — Verh. Naturhist. Ver. Preussischen Rheinlande **34**: 28–32.

BERTKAU P. (1878): Versuch einer natürlichen Anordnung der Spinnen nebst Bemerkungen zu einzelnen Gattungen. — Arch. Naturgesch. **44**: 351–409.

BÖTTGER K. & F. SCHALLER (1961): Biologische und ethologische Beobachtungen an Wassermilben. — Zool. Anz. **167**: 46–50.

BREUCKER H. & E. HORSTMANN (1968): Die Spermatozoen der Zecke *Ornithodorus moubata* (MURR.). — Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **88**: 1–22.

BREUCKER H. & E. HORSTMANN (1972): Die Spermatogenese der Zecke *Ornithodorus moubata* (MURR.). — Z. Zellforsch. mikrosk. Anat. **123**: 18–46.

BRISTOWE W.S. (1958): The World of Spiders. — Collins St. James's Palace, London: 1–304.

BROWN S.G. (1985): Mating behaviour of the golden orb weaving spider, *Nephila clavipes*: II. Sperm capacitation, sperm competition, and fecundity. — J. Comp. Psychol. **99**: 167–175.

BURGER M., NENTWIG W. & C. KROPF (2003): Complex genital structures indicate cryptic female choice in a haplogyne spider (Arachnida, Araneae, Oonopidae, Gamasomorphinae). — J. Morphol. **255**: 80–93.

CALLIANI G. & R. DALLAI (1993): The spermatozoon of pseudoscorpions (Arachnida). — Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat. **26**: 35–52.

CODDINGTON J.A. & H.W. LEVI (1991): Systematics and evolution of spiders (Araneae). — Annu. Rev. Ecol. Syst. **22**: 565–592.

COINEAU Y. (1976): Les parades sexuelles des Saxidrominae COINEAU 1974 (Acariens prostigmates, Adamystidae). — Acarologia **18**: 234–240.

CONE W.W. (1985): Mating and chemical communication. — In: HELLE W. & SABELIS M.W. (Eds.): World Crop Pests. Vol. **1A**. Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier: 243–251.

COONS L.B. & G. ALBERTI (1999): Acari – Ticks. — In: HARRISON F.W. (Ed.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. **8b**. Wiley-Liss, New York: 267–514.

DALLAI R., AFZELIUS B.A. & W. WITALINSKI (1995): The axoneme of the spider spermatozoon. — Boll. Zool. **62**: 335–338.

DARWIN C. (1882): The Descent of Man and Selection in Relation to Sex. — John Murray, 2nd edition, London: 1–693.

DIEHL P.A., AESCHLIMANN A. & F.D. OBENCHAIN (1982): Tick reproduction: oogenesis and oviposition. — In: OBENCHAIN F.A. & R. GALUN (Eds.): Physiology of Ticks. Pergamon Press, Oxford: 277–350.

DI PALMA A. & G. ALBERTI (2002): Fine structure of the female genital system in phytoseiid mites with remarks on egg nutrimentary development, sperm-access system, sperm transfer, and capacitation (Acari, Gamasida, Phytoseiidae). — Exp. & Appl. Acarol. **25**: 525–591.

EBERHARD W.G. (1985): Sexual Selection and Animal Genitalia. — Harvard Univ.Press, Cambridge: 1–231.

EBERMANN E. (1982): Fortpflanzungsbiologische Studien an Scutacariden (Acari, Trombidiformes). — Zool. Jb. Syst. **109**: 98–116.

EHRNSBERGER R. (1988): Mating behaviour of *Linopodes* sp. (Acariformes: Eupodoidea). — In: CHANNABASAVANNA G.P. & C.A. VIRAKTAMATH (Eds.): Progress in Acarology. Vol. **1**. Oxford & IBH Publ., New Delhi: 211–218.

EVANS G.O. (1992): Principles of Acarology. — C.A.B International, Wallingford: 1–563.

FAASCH H. (1967): Beitrag zur Biologie der einheimischen Uropodinen *Uroobovella marginata* (C.L. KOCH 1839) und *Uropoda orbicularis* (O.F. MÜLLER 1776) und experimentelle Analyse ihres Phoresieverhaltens. — Zool. Jb. Syst. **94**: 521–608.

FAIN A. (1971): Les Listrophorides en Afrique au sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). II. Familles Listrophoridae et Chirodiscidae. — Acta Zool. Pathol. Antverp. **54**: 1–231.

FARLEY R.D. (1999): Scorpiones. — In: HARRISON F.W. (Ed.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. **8A**. John Wiley & Sons, Inc., New York: 117–222.

FEIERTAG-KOPPEN C.C.M. & L.P. PIJNACKER (1985): Oogenesis. — In: HELLE W. & SABELIS M.W. (Eds.): World Crop Pests. Vol. **IA**. Spider Mites. Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier Sci. Publ., Amsterdam: 117–127.

FELDMAN-MUHSAM B. (1967): Spermatophore formation and sperm transfer in *Ornithodoros* ticks. — Science **156**: 1252–1253.

FELDMAN-MUHSAM B. (1986): Observations on the mating behaviour of ticks. — In: SAUER J.R. & HAIR J.A. (Eds.): Morphology, Physiology, and Behavioral Biology of Ticks. Ellis Horwood, Chichester: 217–232.

FELDMAN-MUHSAM B. (1991): The role of *Adlerocystis* sp. in the reproduction of argasid ticks. — In: SCHUSTER R. & MURPHY P.W. (Eds.): The Acari: Reproduction, Development and Life-History Strategies. Chapman & Hall, London: 179–190.

FELDMAN-MUHSAM B. & S. BORUT (1984): Differences in the structure of the spermatophore between argasid and ixodid ticks. — In: GRIFFITHS D.A. & C.E. BOWMAN (Eds.): Acarology VI. Vol. **I**. Ellis Horwood, Chichester: 504–511.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

FELDMAN-MUHSAM B. & B.K. FILSHIE (1979): The ultrastructure of the prospermium of Ornithodoros ticks and its relation to sperm maturation and capacitation. — In: FAWCETT D.W. & J.M. BEDFORD (Eds.): The Spermatozoon. Urban & Schwarzenberg, Baltimore-Munich: 355–369.

FELGENHAUER B.C. (1999): Araneae. — In: HARRISON F.W. (Ed.): Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 8c. John Wiley & Sons, Inc., New York: 223–266.

FERNANDEZ N.A., ALBERTI G. & G. KÜMMEL (1991): Spermatophores and spermatozoa of oribatid mites (Acari: Oribatida). Part I: Fine structure and histochemistry. — Acarologia **32**: 261–286.

FOELIX R.F. (1996): Biology of Spiders. — Oxford Univ. Press, Thieme, Oxford, New York: 1–330.

GERDEMAN B.S. (im Druck): Evolution and diversity of spermatodactyl in the Heterozerconidae. — Proc. XIth Intern. Congr. Acarol., 2002, Merida, Mexico.

GERDEMAN B.S. & G. ALBERTI (im Druck): First ultrastructural observations on the paired suckers of a heterozerconid mite (Heterozerconidae; Gamasida). — Proc. XIth Intern. Congr. Acarol., 2002, Merida, Mexico.

GIRIBET G., EDGECOMBE G.D., WHEELER W.C. & C. BABBITT (2002). Phylogeny and systematic position of Opiliones: A combined analysis of chelicerate relationships using morphological and molecular data. — Cladistics **18**: 5–70.

GREVEN H. (1995): Viviparie bei Insekten. — Verh. Westd. Entom. Tag 1994, Löbbecke Museum, Düsseldorf: 1–24.

HAMMEN L. VAN DER (1977): A new classification of Chelicerata. — Zool. Meded. Leiden **51**: 307–319.

HAMMEN L. VAN DER (1980): Glossary of Acarological Terminology. Vol. I. General Terminology. — Dr. W. Junk B.N.-Publ., The Hague: 1–244.

HAMMEN L. VAN DER (1989) An Introduction to Comparative Arachnology. — SPB Publishing bv, The Hague: 1–576.

HAUPT J. (1983): Vergleichende Morphologie der Genitalorgane und Phylogenie der liphistiomorphen Webspinnen (Araneae: Mesothelae) I. Revision der bisher bekannten Arten. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **21**: 275–293.

HAUPT J. (2003): The Mesothelae – a monograph of an exceptional group of spiders (Araneae: Mesothelae). — Zoologica **154**: 1–101.

HEALY J.M. & B.G.M. JAMIESON (1981): An ultrastructural examination of developing and mature paraspermatozoa in *Pyrazus ebeninus* (Mollusca, Gastropoda, Potamididae). — Zoomorphology **98**: 101–119.

HELVERSEN O. VON (1976): Gedanken zur Evolution der Paarungsstellung bei den Spinnen (Arachnida: Araneae). — Entomol. Germ. **3**: 13–28.

HUBER B.A. (2002): Functional morphology of the genitalia in the spider *Spermophora senoculata* (Pholcidae, Araneae). — Zool. Anz. **241**: 105–116.

HUSBAND R.W. & R.N. SINHA (1970): A revision of the genus *Locustacarus* with a key to genera of the family Podapolipidae (Acarina). — Ann. Entom. Soc. Amer. **63**: 1152–1162.

JESPERSEN Å. (1978): The fine structure of spermiogenesis in the Amblypygi and the Uropygi (Arachnida). — Zoomorphology **89**: 237–250.

JONES S.R. & J.C. COKENDOLPHER (1985): Spermatogenesis in the harvestman *Vonones sayi* (SIMON) (Opiliones: Laniatores: Cosmetidae). — Bull. Br. arachnol. Soc. **6**: 403–413.

JUBERTHIE C. & J.F. MANIER (1978): Étude ultrastructurale comparée de la spermiogenèse des Opilions et son intérêt phylétique. — In: MERRETT P. (Ed.): Arachnology. Seventh International Congress. Symposia of the Zoological Society of London. Number **42**, Academic Press, London: 407–416.

JUBERTHIE C., LOPEZ A. & J. KOVOOR (1981): Spermiogenesis and spermatophore in *Telema tenella* SIMON (Araneae, Telemidae). An ultrastructural study. — Int. J. Inver. Rep. **3**: 181–191.

JUBERTHIE C., MANIER J.F. & L. BOISSIN (1976): Étude ultrastructurale de la double-spermiogenèse chez l'opilion cyphophthalme *Siro rubens* LATREILLE. — J. Microsc. Biol. Cell. **25**: 137–148.

KUWAHARA Y. (1991): Pheromone studies on astigmatid mites: alarm, aggregation and sex. — In: DUSBABEK F. & BUKVA V. (Eds.): Modern Acarology. Vol. I. SPB Academic Publishing bv, The Hague: 43–52.

KIRCHNER W.-P. (1967): Spermatophoren bei Halacariden (Acari). — Naurwiss. **54**: 345–346.

KNOFLACH B. (2002): Gefährlicher Sex. Zum Fortpflanzungsverhalten von Kugelspinnen. — Biologie in unserer Zeit **32**: 166–173.

KOTIAHO J.S., ALATALO R.V., MAPPES J. & S. PARRI (1999): Sexual signalling and viability in a wolf spider (*Hygrolycosa rubrofasciata*): measurements under laboratory and field conditions. — Behav. Ecol. Sociobiol. **46**: 123–128.

KRAUS O. (1976): Zur phylogenetischen Stellung und Evolution der Cheliceraten. — Entomol. Ger. **3**: 1–12.

KRAUS O. (1978): *Liphistius* and the evolution of spider genitalia. — In: MERRETT P. (Ed.): Arachnology. Seventh International Congress. Symposia of the Zoological Society of London. Number **42**, Academic Press, London: 235–254.

KRAUS O. (1984): Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function. — Verh. Naturwissenschaftl. Ver. Hamburg (NF) **27**: 373–382

KULLMANN E. & H. STERN (1975): Leben am seidenen Faden. — C. Bertelsmann Verl., München: 1–300.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

KÜMMEL G. (1982): Zur Ultrastruktur von Spermatophoren der Hornmilbe *Oppia nitens* (Acari: Sarcoptiformes: Oribatei). — Entomol. Gen. 7: 301–311.

KÜMMEL G. & C. DOBNER (1986): Fine structure of spermatophores of some oribatid mites (Acari, Arachnida). — J. Morphol. 189: 295–311.

LEIMANN J. (1991): Structure and formation of the sperm package of *Piona carnea* (KOCH, 1836) (Prostigmata, Hydrachnidia), a copulating water mite. — In: DUSBÁBEK F. & V. BUKVA (Eds.): Modern Acarology. Vol. 2. SPB Academic Publ. bv, The Hague: 449–454.

LINDQUIST E.E. (1984): Current theories on the evolution of major groups of Acari and on their relationships with other groups of Arachnida, with consequent implications for their classification. — In: GRIFFITHS D.A. & C.E. BOWMAN (Eds.): Acarology VI. Vol. 1. Ellis Horwood, Chichester: 28–62.

LINDQUIST E.E. (1986): The world genera of Tarsonemidae (Acari: Heterostigmata): a morphological, phylogenetic, and systematic revision, with a reclassification of family-group taxa in the Heterostigmata. — Mem. Entomol. Soc. Canada 136: 1–517.

MARTENS J. (1969): Die Sekretdarbietung während der Paarungsverhaltens von *Ischyropsalis* C.L. KOCH (Opiliones). — Z. Tierpsychol. 26: 513–523.

MARTENS J. (1978): Spinnentiere, Arachnida. Weberknechte, Opiliones. — Die Tierwelt Deutschlands. G. Fischer, Jena, 64. Teil: 1–464.

MICHAEL A.D. (1892): On the variations in the internal anatomy of the Gamasinae, especially in that of the genital organs and their mode of coition. — Trans. Linn. Soc. Lond. (ser. 2) 5: 281–324.

MICHALIK P., GRAY M. & G. ALBERTI (2003): Ultrastructural observations of spermatozoa and spermiogenesis in *Wandella orana* GRAY, 1994 (Araneae: Filistatidae) with notes on their phylogenetic implications. — Tissue & Cell 35: 325–337.

MICHALIK P., SACHER P. & G. ALBERTI (im Druck a): Ultrastructural observations of spermatozoa of several tetragnathid spiders and their phylogenetic implications (Araneae, Tetragnathidae). — J. Morphol.

MICHALIK P., HAUPT J. & G. ALBERTI (im Druck b): On the occurrence of coenospermia in mesothele spiders (Araneae, Heptathelidae). — Arthropod Struct. Dev.

MORISHITA R., FERREIRA S.A., FILHA A.S. & C.D. FARACO (2003): Studies on oogenesis and oviposition in the brown spider *Loxosceles intermedia* (Araneae: Sicariidae). — Anat. Rec. 237A: 575–582.

MORITZ M. (1993): Unterstamm Arachnata. — In: GRUNER H.-E. (Ed.): Lehrbuch der Speziellen Zoologie (begr. von A. KAESTNER). 4. Aufl. Bd. 1: Wirbellose Tiere. 4. Teil: Arthropoda. G. Fischer Verl., Jena: 64–442.

MOTHES U. & K.A. SEITZ (1981): The transformation of male sex cells of *Tetranychus urticae* (Acari, Tetranychidae) during passage from the testis to the oocytes: an electron microscopic study. — Int. J. Invert. Reprod. P4: 81–94.

MÜLLER W.A. & M. HASSEL (1999): Entwicklungsbiologie der Tiere und des Menschen. — Springer Verl., Heidelberg: 1– 574.

NORTON R.A. (1994): Evolutionary aspects of oribatid mite life histories and consequences for the origin of Astigmata. — In: HOUCK M.A. (Ed.): Mites – Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns. Chapman & Hall, N.Y.: 99–135.

NORTON R.A., KETHLEY J.B., JOHNSTON D.E. & B.M. O'CONNOR (1993): Phylogenetic perspectives on genetic systems and reproductive modes of mites. — In: WRENSCH D.L. & M.A. EBBERT (Eds.): Evolution and Diversity of Sex Ratio in Insects and Mites. Chapman and Hall, New York: 8–99.

ŌSAKI H. (1969): Electron microscope study on the spermatozoon of the liphistiid spider, *Heptathela kimurai*. — Acta Arachnol. Tokyo 22:1–12

PAHNKE A. (1974): Zur Biologie, Ökologie und Anatomie einheimischer Halacaridae (Acari). — Diss. Univ. Kiel: 1–109.

PARKER G.A. (1970): Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. — Biol. Rev. 45: 525–567.

PARKER G.A. (1984): Sperm competition and the evolution of mating strategies. — In: SMITH R.L. (Ed.): Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. Academic Press, N.Y.: 2–61.

PERETTI A.V. & M. BATTÁN-HORENSTEIN (2003): Comparative aspects of the male reproductive system in Bothriuridae scorpions: structure associated with the paraxial organs and the presence of sperm packages (Chelicerata, Scorpiones). — Zool. Anz. 242: 21–31.

PHILLIPS D.M. (1976): Nuclear shaping during spermiogenesis in the whip scorpion. — J. Ultra. Mol. Struct. R. 54: 397–405.

POPP E. (1967): Die Begattung bei den Vogelmilben *Pterodectes* ROBIN (Analgesoidea, Acari). — Z. Morph. Ökol. Tiere 59: 1–32.

PROCTOR H.C. (1992): Mating and spermatophore morphology of water mites (Acari: Parasitengona). — Zool. J. Linn. Soc. 106: 341–384.

PROCTOR H.C., BAKER R.D. & D.T. GWYNNE (1995): Mating behaviour and spermatophore morphology: a comparative test of the female choice hypothesis. — Can. J. Zoolog. 73: 2010–2020.

RACK G. (1959): *Acarophenax dermestidarum* sp. n. (Acarina, Pyemotidae), ein Eiparasit von *Dermestes*-Arten. — Z. Parasitenkde. 19: 411–431.

RACK G. (1967): Untersuchungen über die Biologie von *Dolichocybe* KRANTZ, 1957 und Beschrei-

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

bung von zwei neuen Arten (Acarina, Pyemotidae). — Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. **64**: 29–42.

RACK G. (1972): Pyemotiden an Gramineen in schwedischen landwirtschaftlichen Betrieben. Ein Beitrag zur Entwicklung von *Siteroptes graminum* (REUTER, 1900) (Acarina, Pyemotidae). — Zool. Anz. **188**: 157–174.

RASPOTNIG G., SCHUSTER R., KRISPER G., FAULER G. & H.J. LEIS (2001): Chemistry of the oil gland secretion of *Collohmannia gigantea* (Acari: Oribatida). — Exp. & Appl. Acarol. **25**: 933–946.

RASPOTNIG G., SCHUSTER R. & G. KRISPER (2003): Functional anatomy of oil glands in *Collohmannia gigantea* (Acari, Oribatida). — Zoomorphology **122**: 105–112.

REGENFUß H. (1973): Beinreduktion und Verlagerung des Kopulationsapparates in der Milbenfamilie Podapolipidae, ein Beispiel für verhaltensgesteuerte Evolution morphologischer Strukturen. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **11**: 173–195.

SCHÄFER M.A. & G. UHL (2002): Determinants of paternity success in the spider *Pholcus phalangioides* (Pholcidae:Araneae): the role of male and female mating behaviour. — Behav. Ecol. Sociobiol. **51**: 368–377.

SCHAIBLE U. & C. GACK (1987): Zur Morphologie, Histologie und biologischen Bedeutung der Kopfstrukturen einiger Arten der Gattung *Diplocephalus* (Araneida, Linyphiidae, Erigoninae). — Verk. Naturwissenschaftl. Ver. Hamburg **29**: 171–180.

SCHAIBLE U., GACK C. & H.F. PAULUS (1986): Zur Morphologie, Histologie und biologischen Bedeutung der Kopfstrukturen männlicher Zwergspinnen (Linyphiidae: Erigoninae). — Zool. Jb. Abt. Systematik **113**: 389–408.

SCHALLER F. (1979): Significance of sperm transfer and formation of spermatophores in arthropod phylogeny. — In: GUPTA A.P. (Ed.): Arthropod Phylogeny. Van Nostrand Reinhold Comp., New York: 587–608.

SCHMIDT G. (1989): Vogelspinnen. — Blüchek & Philler Verl., Minden: 1–126.

SCHULT J. (1983a): Simple bulbs in male spider – primitive or derived? — Verh. Naturwissenschaftl. Ver. Hamburg **26**: 155–160.

SCHULT J. (1983b): Taster haplogyner Spinnen unter phylogenetischem Aspekt (Arachnida: Araneae). Verh. Naturwissenschaftl. Ver. Hamburg **26**: 69–84.

SCHUSTER R. (1962): Nachweis eines Paarungszeremoniells bei den Hornmilben (Oribatei, Acari). — Naturwiss. **49**: 502–503.

SMITH R.L. (Ed.; 1984): Sperm competition and the evolution of animal mating systems. — Academic Press, Orlando: 1–687.

SMITH J.W. & H.B. BOUDREAUX (1972): An autoradiographic search for the site of fertilization in spider mites. — Ann. Entomol. Soc. Amer. **65**: 69–74.

SONENSHINE D.E. (1991): Biology of Ticks. Vol. **1**. — Oxford Univ. Press, Oxford: 1–447.

STORCH V. & U. WELSCH (1994): Kurzes Lehrbuch der Zoologie. — Gustav Fischer Verl., Stuttgart, Jena, New York: 1–593.

STORCH V., WELSCH U. & M. WINK (2001): Evolutionsbiologie. — Springer Verl., Berlin: 1–449.

SUHM M. & G. ALBERTI (1993): The fine structure of the spermatheca of *Amaurobius fenestralis* (STROEM, 1768) (Amaurobiidae, Araneae). — Boll. Acc. Gioenia Sci. Nat. **26**: 343–353.

SUHM M., THALER K. & G. ALBERTI (1996): Glands in the male palpal organ and the origin of the mating plug in *Amaurobius* species (Araneae: Amaurobiidae). — Zool. Anz. **234**: 191–199.

SUZUKI H. (1995): Fertilization occurs internally in the spider *Achaearanea tepidariorum* (C. KOCH). — Invertebr. Reprod. Develop. **28**: 211–214.

SWALLOW J.G. & G.S. WILKINSON (2002): The long and the short of sperm polymorphisms in insects. — Biol. Rev. **77**: 153–182.

THALER U. (1982): Die Primärlehre der Walzenspinne *Gylippus* cf. *cypriotica* LAWRENCE (Arachnida, Solifugae, Karschiidae). — Mitt. Schweizer Entomol. Ges. **55**: 93–95.

THOMAS R.H. & D.W. ZEH (1984): Sperm transfer and utilization strategies in arachnids: Ecological and morphological constraints. — In: SMITH R.L. (Ed.): Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems. Academic Press, Orlando: 180–221.

TILNEY L.G. (1985): The acrosomal reaction. — In: METZ C.B. & A. MONROY (Eds.): Biology of Fertilization. 2. Biology of the Sperm. Academic Press, Orlando: 157–213.

UHL G. (1994a). Genital morphology and sperm storage in *Pholcus phalangioides* (FUESSLIN, 1775) (Pholcidae; Araneae). — Acta Zool. **75**: 1–12.

UHL G. (1994b). Ultrastructure of the accessory glands in female genitalia of *Pholcus phalangioides* (FUESSLIN, 1771) (Pholcidae; Araneae). — Acta Zool. **75**: 13–25.

UHL G. (2000). Two distinctly different sperm storage organs in female *Dysdera erythrina* (Araneae: Dysderidae). — Arthropod Struct. Dev. **29**: 163–169.

UHL G. (2002): Female genital morphology and sperm priority patterns in spiders (Araneae). — In: TOFT S. & SCHARFF N. (Eds.): European Arachnology 2000. Aarhus Univ.Press, Aarhus: 145–156.

VACHON M. (1949): Ordre des Pseudoscorpions. — In: GRASSÉ P.-P. (Ed.): Traité de Zoologie **6**: 437–479.

VANACKER D., MAES L., PARDO S., HENDRICKX F. & J.-P. MAELFAIT (2003): Is the hairy groove in the gibbosus male morph of *Oedothorax gibbosus* (BLACKWALL 1841) a nuptial feeding device? — J. Arachnol. **31**: 309–315.

© Biologiezentrum Linz/Austria; download unter www.biologiezentrum.at

VITZTHUM H. (1940/43): Acarina. — Bronns Klassen u. Ordnungen des Tierreichs. 5. Bd. IV. Abtlg. 5. Buch. Akadem. Verl.ges. Becker & Erler, Leipzig: 1–1011.

WALTER D. & H. PROCTOR (1999): Mites - Ecology, Evolution and Behaviour. — CABI Publishing, Wallingford: 1–322.

WALZL M.G. (1991): A comparison of the sclerotized partsof the reproductive organs of house-dust mites of the genus *Dermatophagoides* using scanning electron microscopy. — In: SCHUSTER R. & MURPHY P.W. (Eds.): The Acari: Reproduction, Development and Life-History Strategies. London: Chapman & Hall: 355–362.

WEHNER R. & GEHRING W. (1995): Zoologie. — Thieme, Stuttgart: 1–861.

WEYGOLDT P. (1969a): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und zum Verhalten der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C.L. KOCH (Chelicerata, Amblypygi). — Z. Morph. Tiere **64**: 338–360.

WEYGOLDT P. (1969b): The Biology of Pseudoscorpions. — Harvard Univ. Press, Cambridge: 1–145.

WEYGOLDT P. (1972): Spermatophorenbau und Spermaübertragung bei Uropygen (*Mastigoproctus brasilianus* C.L. KOCH) und Amblypygen (*Charinus brasilianus* WEYGOLDT und *Admetus pumilio* C.L. KOCH) (Chelicerata, Arachnida). — Z. Morph. Tiere **71**: 23–51.

WEYGOLDT P. (1975): Untersuchungen zur Embryologie und Morphologie der Geißelspinne *Tarantula marginemaculata* C.L. KOCH (Arachnida, Amblypygi, Tarantulidae). — Zoomorphologie **82**: 137–199.

WEYGOLDT P. (1999): Evolution and systematics of the Chelicerata. — In: BRUIN J., VAN DER GEEST L.P.S. & SABELIS M.W. (Eds.): Ecology and Evolution of the Acari. Kluwer Academ. Publ., Dordrecht, The Netherlands: 1–14.

WEYGOLDT P. (2000): Whip Spiders (Chelicerata: Amblypygi). — Apollo Books, Stenstrup: 1–163.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979a): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. I. Morphologische Untersuchungen. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **17**: 85–116.

WEYGOLDT P. & H.F. PAULUS (1979b): Untersuchungen zur Morphologie, Taxonomie und Phylogenie der Chelicerata. II. Cladogramme und die Entfaltung der Chelicerata. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **17**: 177–200.

WITALINSKI W. (1988): Egg shells in mites. Vitelline envelope and chorion in a water mite, *Limnochares aquatica* L. (Acari, Limnocharidae). — J. Zool. Lond. **214**: 285–294.

WITALINSKI W. (1990): Adanal suckers in acarid mites (Acari, Acaridida): Structure and function. — Intern. J. Acarol. **16**: 205–212.

WITALINSKI W. (1999): Sperm competition in the Acari. — In: BRUIN J., VAN DER GEEST L.P.S. & SABELIS M.W. (Eds.): Ecology and Evolution of the Acari. Kluwer Academ. Publ., Dordrecht, The Netherlands: 149–156.

WITALINSKI W., SZLENDAK E. & J. BOCZEK (1990): Anatomy and ultrastructure of the reproductive system of *Acarus siro* (Acari: Acaridae). — Exp. & Appl. Acarol. **10**: 1–31.

WITALINSKI W., DABERT J. & M.G. WALZL (1992): Morphological adaptation for precopulatory guarding in astigmatic mites (Acari: Acaridida). — Intern. J. Acarol. **18**: 49–54.

WITTE H. (1975a): Funktionsanatomie der Genitalorgane und Fortpflanzungsverhalten bei den Männchen der Erythraeidae (Acari, Trombidiformes). — Z. Morph. Tiere **80**: 137–180.

WITTE H. (1975b): Funktionsanatomie des weiblichen Genitaltraktes und Oogenese bei Erythraeiden (Acari, Trombidiformes). — Zool. Beiträge **21**: 247–277.

WITTE H. (1991): Indirect sperm transfer in prostigmatic mites from a phylogenetic viewpoint. — In: SCHUSTER R. & MURPHY P.W. (Eds.): The Acari: Reproduction, Development and Life-History Strategies. Chapman & Hall, London: 137–176.

WITTE H. & D. DÖRING (1999): Canalized pathways of change and constraints in the evolution of reproductive modes of microarthropods. — In: BRUIN J., VAN DER GEEST L.P.S. & SABELIS M.W. (Eds.): Ecology and Evolution of the Acari. Kluwer Academ. Publ., Dordrecht, The Netherlands: 15–43.

WITT P.N. & J.S. ROVNER (Eds.; 1982): Spider Communication. Mechanisms and Ecological Significance. — Princeton Univ.Press, Princeton: 1–433.

WRENSCH D.L., KETHLEY J.B. & R.A. NORTON (1994): Cytogenetics of holokinetic chromosomes and inverted meiosis: keys to the evolutionary success of mites, with generalizations on eukaryotes. — In: HOUCK M.A. (Ed.): Mites - Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns. Chapman & Hall, N.Y.: 282–343.

ZUKOWSKI K. (1964): Investigations into the embryonic development of *Pergamasus brevicornis* BERL. (Parasitiformes, Mesostigmata). — Zool. Polon. **14**: 247–268.

Anschrift der Verfasser:

Prof. Dr. Gerd ALBERTI &
Dipl.-Biol. Peter MICHALIK
Zoologisches Institut und Museum
Ernst Moritz Arndt Universität
Greifswald
Johann-Sebastian-Bach-Str. 11–12
D-17489 Greifswald, Deutschland
E-Mail (Korrespondenz):
alberti@uni-greifswald.de